

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

10349. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME SIXIÈME

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain et rue de l'Éperon

En face de l'École de médecine

1887

RECHERCHES

SUR

LES STIPULES

Par M. G. COLOMB.

INTRODUCTION

Dans une communication lue à la séance de la Société botanique du 18 avril 1879, M. D. Clos fait remarquer « qu'envisagées comme des dépendances de la feuille, les stipules ont été jusqu'ici trop négligées par les botanistes, qui les ont tantôt méconnues, tantôt admises sans preuves suffisantes, ou confondues avec des feuilles, des parties de la feuille ou des organes voisins (folioles, gaines, décurrences, vrilles, épines, coussinets, glandes, poils, etc.). Elles semblent se dérober parfois à l'observation ou par leur petitesse ou par leur prompte caducité.... »

On peut, en effet, dresser une longue liste de plantes auxquelles certains auteurs accordent des stipules, tandis que d'autres les leur refusent. J'en citerai quelques exemples :

Du Petit-Thouars (1) voyait des stipules dans les épines des Orangers. La plupart des auteurs s'accordent maintenant à y voir des rameaux.

M. Sachs (2) constate que les épines du *Xanthium spinosum* occupent la place des stipules et n'est pas éloigné de leur en attribuer la nature. Pour M. Clos (3), elles tiennent lieu des réceptacles des fleurs femelles et en ont la signification.

(1) Du Petit-Thouars, *Cours de phytol.*, p. 47.

(2) Sachs, *Traité de Bot.*, trad. française, p. 264.

(3) Clos, *Mém. Acad. Sciences Toulouse*, 4e série, VI, p. 66-75, lc.

Seringe, de Candolle (1), Kirschleger (2), Stoks (3), Payer (4), Parlatore, etc., n'hésitent pas à regarder comme une stipule la vrille des Curcubitacées, tandis que d'autres botanistes y ont vu, successivement, une racine, un rameau, un rameau portant des feuilles, une feuille, etc.

Decaisne, M. Cauvet (5) voient des stipules dans les vrilles des *Smilax*, opinion que M. Clos (6) ne partage pas : les vrilles en question ne lui paraissant que « de simples prolongements sans signification morphologique des faisceaux fibro-vasculaires du pétiole ».

Les *Canarium* ont-ils des stipules, comme le veut Spach, ou bien n'en ont-ils pas, comme le prétendent MM. Bentham et Hooker (7)?

Il me serait facile de citer encore une foule d'autres exemples de l'incertitude qui règne parmi les botanistes lorsqu'il s'agit de déterminer si un appendice placé sur la tige, dans le voisinage de la feuille, est ou n'est pas de nature stipulaire; mais outre qu'une pareille énumération serait sans intérêt, les quelques exemples qui précèdent suffisent, à mon avis, pour prouver qu'il y a là un champ dont l'exploration peut donner lieu à quelques remarques utiles.

Lorsqu'on suit les discussions ouvertes à ce sujet, et qu'on étudie les opinions, le plus souvent contradictoires, émises par les divers botanistes, on est frappé de voir que ces discussions ou ces opinions ne reposent sur aucune base solide. Avant, en effet, de se prononcer sur la question de savoir si tel ou tel appendice est, oui ou non, une stipule, il eût fallu chercher à connaître ce qui caractérise la stipule. C'est ce que les auteurs qui se sont occupés de la question ne me semblent

(1) De Candolle, *Organ.*, p. 336.
(2) Kirschleger, *Flora* de 1845, p. 615.
(3) Stoks, *Ann. of Nat. Hist.*, de 1846.
(4) Payer, *Élém. de Bot.*, p. 53.
(5) Cauvet, *Bull. Soc. Bot.*, t. XII, p. 241.
(6) Clos, *Bull. Soc. Bot.*, t. XXVI, p. 154.
(7) Bentham et Hooker, *Gen. Plant.*, t. I, p. 324.

pas avoir fait; ou, si quelques-uns l'ont tenté, ils me paraissent n'avoir qu'à demi réussi, attendu que la définition qu'ils donnent de la stipule est loin d'être générale.

On a, en effet, toujours défini les stipules : « des productions, en général, de contexture foliacée qui se trouvent à la base des feuilles et le plus souvent symétriquement à droite et à gauche de l'attache de ces organes ». M. Duchartre (1), à qui j'emprunte cette définition, ajoute : « Ce sont en réalité des dépendances de la feuille. L'opinion la plus répandue consiste à les regarder comme formées par la gaine qui, pour les constituer, se serait plus ou moins isolée de la feuille. »

On peut admettre que les stipules ont en général la contexture foliacée, quoiqu'il ne soit pas difficile de trouver des exceptions nombreuses à cette règle : je n'en veux citer comme exemples que les glandes situées à la base du pétiole des feuilles des Crucifères (2), les épines stipulaires des *Robinia*, les glandes des Balsamines et celles des Sureaux. Mais, si l'on accorde à la seconde partie de la définition une confiance trop grande et si l'on qualifie de stipule tout organe pair, situé de part et d'autre du pétiole, on risque de commettre de nombreuses erreurs. Je montrerai en effet, dans la suite, que des organes regardés jusqu'à présent comme des stipules, sur la foi de cette définition, ne peuvent à aucun titre être considérés comme tels.

Il y avait, par conséquent, lieu de chercher ailleurs que dans la place qu'elles occupent sur l'axe la caractéristique des stipules. C'est ce que j'ai essayé de faire, et c'est l'établissement d'une définition précise de la stipule qui fera l'objet de la première partie de ce travail. Puis, la stipule nettement définie, et sans négliger les indications que peut donner la définition jusqu'à présent admise, j'aborderai, dans la seconde

(1) Duchartre, *Traité de Botanique*, 2e édition, p. 486.

(2) M. Kraus (*Bot. Zeit.* de 1846, p. 143-145), M. Duchartre (*Rev. Bot.*, t. II, p. 208) et M. Norman (*Quelques obs. de morphol. végétale*, 1857) regardent ces glandes comme des stipules.

partie, l'étude d'un certain nombre de points obscurs que je m'efforcerai d'éclaircir.

CHAPITRE PREMIER

DÉFINITION DE LA STIPULE

Les stipules affectent tant de formes diverses, occupent, relativement à la feuille, des places si variées, que la morphologie externe me paraît impuissante à fournir la caractéristique de la stipule. J'ai donc cherché cette caractéristique dans la structure anatomique de l'organe.

La méthode que j'ai suivie est la suivante : j'ai examiné des stipules incontestées, prises dans les familles les plus diverses, et j'ai cherché à voir si, dans leur structure, ces stipules n'offriraient pas quelque disposition, facile à distinguer au premier coup d'œil, et présentant une généralité suffisante pour servir de base à une définition de l'organe.

Je me suis surtout attaché à suivre de très près la marche des faisceaux stipulaires et à étudier leurs relations avec les faisceaux soit de la tige, soit de la feuille. Pour cela j'ai procédé par coupes successives, colorant chaque coupe en deux couleurs, le bois, par la fuchsine ammoniacale, et les autres éléments cellulaires par le bleu d'aniline : les plus petites dérivations vasculaires deviennent ainsi parfaitement visibles par le contraste; aussi après un travail qui, en somme, n'a été qu'un travail de patience, m'a-t-il été facile d'arriver à cette conclusion que, dans tous les cas, *les faisceaux qui se rendent aux stipules ne sont que des dérivations plus ou moins considérables de faisceaux foliaires*, dérivations très précoces en ce sens qu'elles naissent le plus souvent des faisceaux foliaires avant que ceux-ci soient sortis de la tige et aient pénétré dans le pétiole.

C'est cette conclusion qu'il s'agit de légitimer. Pour le faire, je me propose d'exposer avec quelques détails les faits

que j'ai pu observer dans un certain nombre de plantes; et, pour donner plus de valeur à mes conclusions, j'aurai soin de graduer les exemples, commençant par les plus simples et les plus nets, terminant par ceux assez complexes pour avoir pu servir de point de départ aux déductions d'auteurs qui assignent aux faisceaux stipulaires une origine autre que celle que je leur assigne moi-même.

Trifolium repens. — Ici l'observation est particulièrement facile, car il est possible de suivre à l'extérieur la course des faisceaux sans qu'il soit, pour ainsi dire, nécessaire de recourir à l'étude microscopique de l'organe. Chaque stipule est constituée par une très large lame foliacée qui va en s'atténuant vers le haut pour se terminer en pointe. A leurs bases, les deux stipules se soudent ensemble du côté opposé au point d'insertion de la feuille, de façon à embrasser complètement la tige. Mais cette partie commune aux deux stipules est très restreinte, et elles ne tardent pas à devenir indépendantes l'une de l'autre; chaque stipule accompagne le pétiole et lui est soudée jusqu'à une certaine hauteur; puis elle s'en détache et devient complètement libre.

On voit, à l'extérieur, une côte de la tige qui s'incurve de façon à pénétrer dans le pétiole, où elle se continue sous forme de nervure latérale. Au point où sa direction change, elle émet un rameau récurrent qui occupe la base de la stipule. C'est de ce rameau que se détachent successivement un certain nombre de petites nervures qui montent verticalement dans la stipule et s'y ramifient de diverses façons. Outre ces nervures, on en voit une qui naît directement de la côte pétiolaire.

Quelque superficiel que soit cet examen, nous avons donc déjà de fortes raisons de croire que la stipule n'est parcourue que par des faisceaux dérivés des faisceaux foliaires. L'étude des coupes successives va d'ailleurs nous montrer qu'il en est réellement ainsi. Une coupe dans la tige montre le cercle libéro-ligneux formé de faisceaux distincts (quinze dans l'individu que j'étudie); trois de ces faisceaux s'échappent obliquement

pour entrer dans le pétiole : ce sont les faisceaux M, L, L, de la figure 1. Chaque faisceau L émet en arrière un rameau C qui se rend dans une lame embrassant la tige T. Cette lame est la base commune aux deux stipules. C'est du faisceau C que

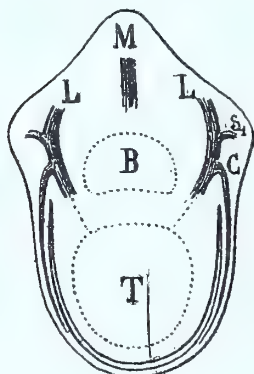


Fig. 1.

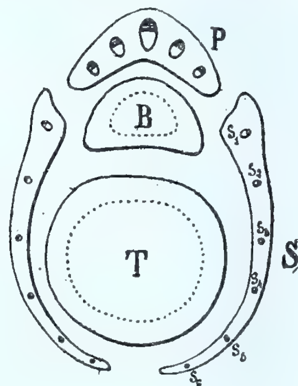
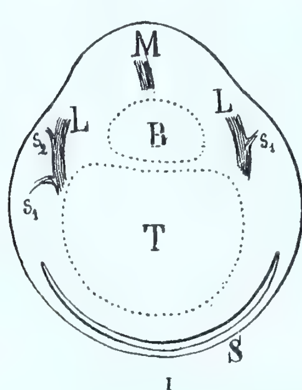
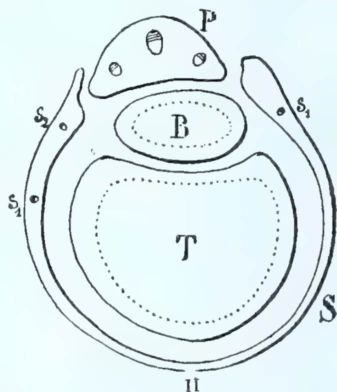


Fig. 2.

partent ensuite les faisceaux s_2, s_3, s_4, s_5, s_6, de la stipule (fig. 2), le faisceau s_1 provenant directement du faisceau L. On remarque, en outre, sur la figure 2, que les deux stipules,



I



II

Fig. 3.

d'abord réunies par leur base, finissent par se séparer plus haut de façon à devenir distinctes.

Dans le *Trifolium incarnatum*, la disposition des faisceaux est la même que dans le *Trifolium repens*.

Onobrychis sativa. — Trois faisceaux se détachent du cylindre central pour se rendre à la feuille. Dans leur course oblique les faisceaux latéraux émettent une ou deux branches *s* qui montent verticalement dans la stipule embrassante. Celle-ci ne tarde pas à se détacher des bords du pétiole, de sorte que la section transversale de la stipule (fig. 3) forme un cercle ouvert du côté de la feuille P pour laisser passer le rameau axillaire B. Donc ici encore, comme dans le Trèfle, ce sont les faisceaux foliaires latéraux L qui donnent naissance aux faisceaux stipulaires, avec cette seule différence que dans le cas du Trèfle la plupart des faisceaux stipulaires sont des ramifications de second ordre des faisceaux foliaires, tandis que, dans le Sainfoin, les trois ou quatre faisceaux stipulaires naissent tous directement des faisceaux foliaires.

Viola tricolor. — A la base de la feuille se trouvent des stipules extrêmement développées. Ce sont deux grandes lames foliiformes profondément découpées (fig. 4, I).

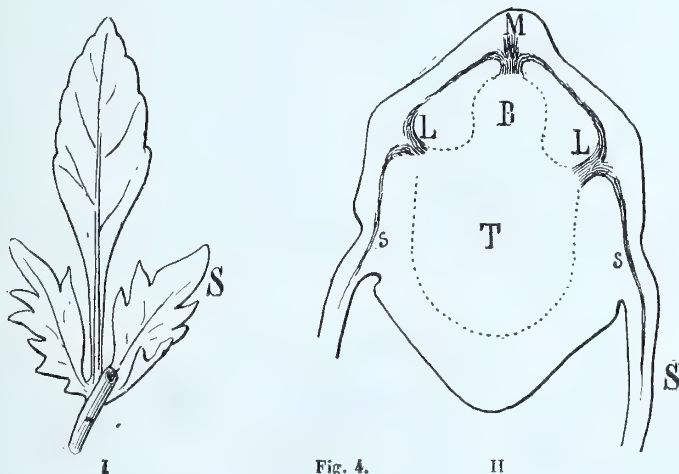


Fig. 4.

Des sections transversales successives du nœud montrent (fig. 4, II), comme dans les deux cas précédents, trois faisceaux foliaires, un médian M, et deux latéraux L et L. Seulement, ici, la bifurcation des faisceaux foliaires latéraux est beaucoup

plus précoce que tout à l'heure ; à peine les faisceaux L sont-ils sortis du cylindre central, qu'ils se bifurquent : une moitié se dirige vers le faisceau médian avec lequel elle s'anastomose pour entrer dans la feuille, l'autre moitié se rend dans la stipule où elle se ramifie. Je n'ai pas à décrire le mode de nervation de la stipule, cela n'aurait aucun intérêt au point de vue qui nous occupe. L'essentiel est de constater qu'ici encore la stipule ne reçoit, en fait de faisceaux, que des ramifications de faisceaux foliaires.

Dans le *Viola striata*, la course des faisceaux foliaires et l'origine des faisceaux stipulaires sont identiquement les mêmes que dans le *Viola tricolor*. Cet exemple si net des Violariées aura tout à l'heure un intérêt tout particulier.

Passiflora cærulea. — Les Passiflores sont des plantes chez lesquelles les stipules sont on ne peut plus nettes. La tige présente cinq faisceaux principaux s'accusant à l'extérieur par

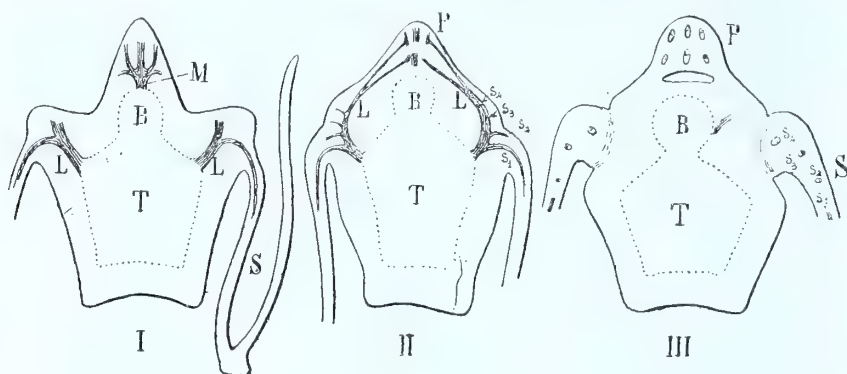


Fig. 5.

des côtes saillantes, ce qui donne à la tige une section pentagonale. Trois de ces faisceaux se détachent du cylindre central : l'un, médian, M, se rend directement au pétiole, les deux autres, latéraux, L, commencent par sortir, suivant une direction radiale, pour ne s'incurver que plus tard vers la feuille (fig. 5, I). Au moment où le faisceau L commence à se diriger vers le pétiole, il se bifurque. Une branche descend dans la stipule S ; c'est le faisceau s_1. Dans son trajet à travers l'écorce,

le faisceau L émet successivement trois autres faisceaux s_2, s_3, s_4 (fig. 5, II), qui tous descendent dans la stipule. La figure 5, III, montre la stipule prête à se détacher de la tige et renfermant les quatre faisceaux dont nous venons de déterminer l'origine. Les faisceaux L vont enfin se réunir au faisceau médian de la façon qui est figurée (fig. 5, II), et sur laquelle il n'y a pas lieu d'insister.

Les mêmes faits se reproduisent dans le *Passiflora lutea*. Les quelques différences qui existent entre le *Passiflora lutea* et le *Passiflora cærulea*, sont peu importantes et n'influent d'ailleurs en aucune façon sur le résultat final.

Je ne veux pas prolonger outre mesure cette énumération qui pourrait devenir fastidieuse. Les quelques exemples que j'ai cités me semblent suffire, surtout si j'y ajoute qu'ayant examiné des Cupulifères et, en particulier, le *Corylus Avellana*, des Bétulinées, notamment le *Betula alba* et l'*Alnus incana*, des Géraniacées, des Papilionacées, etc., j'ai toujours observé les mêmes faits. Je pourrais donc déjà, ce me semble, conclure et établir, d'après tous ces exemples, une définition de la stipule basée sur l'origine des faisceaux stipulaires ; mais, comme on pourrait dire que dans le choix des plantes que j'ai étudiées, j'ai été servi par un hasard heureux, je ne crois pas inutile de montrer que, même dans les cas les moins favorables, les faisceaux stipulaires ne sont jamais que des dérivations de faisceaux foliaires.

Dans son traité d'*Anatomie comparée*, M. de Bary (1) dit qu'*ordinairement* le système vasculaire des stipules dérive des faisceaux foliaires ; mais il cite, d'après M. Nægeli (2) et Hanstein (3), les Rubiacées comme s'écartant du type général et les Violettes, le Houblon et le Platane comme faisant

(1) De Bary, *Vergleichende Anatomie*, Leipzig, 1877.

(2) Nægeli, *Beitr. zur wissenschaft. Bot.*, t. I, p. 75, 92, 114.

(3) Hanstein, *Ueber gürtelförmige Gefässtrangverbindungen* (*Abhandl. d. Berliner Academie*, 1857, p. 77).

exception à la règle. Dans les Violettes et le Houblon, ce seraient les faisceaux foliaires latéraux tout entiers qui se rendraient aux stipules, en contractant toutefois anastomose avec le faisceau médian. Dans le Platane, les faisceaux foliaires extrêmes tout entiers et une dérivation des latéraux moyens pénétreraient dans la stipule. Il en résulterait que, dans certains cas, les faisceaux stipulaires pourraient provenir directement du cylindre central.

Je ne dis pas que cela ne se rencontre pas chez certaines plantes; je prouverai même, dans le chapitre II, que la chose est possible, sinon réalisée; mais je crois aussi que ces exceptions, si elles existent, sont en petit nombre. En tout cas, celles qui ont été signalées plus haut me semblent résulter d'une interprétation inexacte des faits. Je pense qu'il ne restera plus aucun doute lorsque j'aurai examiné successivement les exemples cités par M. de Bary.

Je ne m'occuperai pas ici des Rubiacées, leur étude devant faire l'objet d'un paragraphe spécial; je me contenterai, pour le moment, d'examiner les Violettes, le Houblon et le Platane.

Violariées. — Mes observations ont porté surtout sur le *Viola tricolor*, le *Viola striata* et le *Viola elatior*, ce dernier étant explicitement cité par M. de Bary. J'ai partout trouvé une organisation identique à celle du *Viola tricolor* représentée par la figure 4 (p. 7). En étudiant de près cette figure, on se rend facilement compte de ce qui a causé l'erreur de ceux qui croient que le faisceau foliaire latéral se rend tout entier dans la stipule en contractant toutefois anastomose avec le faisceau médian. Il est, en effet, facile de regarder le faisceau S comme le faisceau principal, et le faisceau L comme une simple anastomose entre le faisceau médian M et le faisceau latéral S. Je ne crois pas que cette manière de voir doive être adoptée. Il arrive, en effet, fréquemment que les faisceaux foliaires latéraux se réunissent au faisceau médian avec lequel ils forment une masse vasculaire unique d'où partent ensuite les faisceaux du pétiole. Les Cucurbitacées nous offrent un exemple remarquable de cette

manière d'être. D'ailleurs, dans la figure 5 (p. 8) qui représente le *Passiflora cœrulea*, on voit très nettement le faisceau foliaire latéral venir s'unir à des rameaux issus du faisceau médian pour former ensuite un certain nombre de faisceaux pétiolaires, et cependant jamais personne n'a eu l'idée de regarder le faisceau S_1 comme un foliaire latéral se rendant à la stipule et L comme une anastomose entre S_1 et le faisceau médian M. Au contraire, M. de Bary cite les *Passiflora* comme ayant des stipules normales. Or il m'est impossible de voir la moindre différence entre l'organisation de la stipule des *Passiflora* et celle de la stipule des *Viola*.

On voit donc qu'il est très facile de faire rentrer les *Viola* dans le type général ; il suffit, pour cela, de considérer le faisceau L (fig. 4, II) comme le faisceau foliaire latéral et le faisceau S comme une ramification de L, interprétation qui n'a rien que de très légitime.

Humulus Lupulus. — Le Houblon présente une complication plus grande ; cependant, là encore, on constate assez facilement que le système vasculaire de la stipule est une dépendance des faisceaux foliaires. En effet, le Houblon a ses feuilles opposées. Chaque feuille est accompagnée de deux stipules distinctes entre elles, mais soudées deux à deux avec les stipules de l'autre feuille. Les stipules qui présentent cette disposition sont dites *connées* en Botanique descriptive.

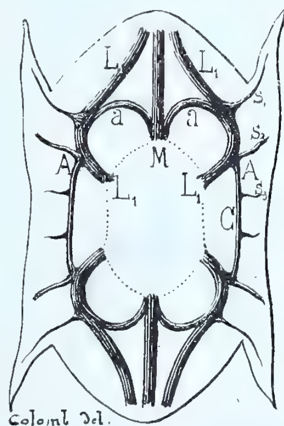


Fig. 6.

Une feuille (fig. 6) reçoit du cylindre central un faisceau médian M et deux latéraux L_1. Au point A, c'est-à-dire très près du point où il émerge du cylindre central, le faisceau L_1 envoie dans la stipule une ramification S_2, située exactement dans le prolongement de L_1.

Du même point A se détache un arc C d'anastomose éta-

blissant la communication entre les faisceaux latéraux des deux feuilles opposées. C'est de cet arc C que naissent les autres faisceaux stipulaires, sauf toutefois le faisceau S_1 qui provient, comme S_2, directement du faisceau foliaire L_1.

Il est facile de découvrir le mode de formation de cet arc C_1; il suffit pour cela de considérer la figure représentant le *Passiflora cœrulea* (fig. 5, II). Supposons que, dans ce *Passiflora*, les feuilles soient opposées et les stipules connées comme dans le Houblon. Les deux faisceaux C des deux feuilles opposées, marchant à la rencontre l'un de l'autre, se rejoindront nécessairement et constitueront par leur soudure un arc d'anastomose analogue à l'arc C du Houblon. Mais l'analogie entre les deux plantes ne s'arrête pas là. On remarque dans le Houblon une anastomose *a* entre le faisceau L_1 et le faisceau M. Dans le *Passiflora cœrulea* le faisceau L_1 se bifurque et sa branche interne *a* va s'anastomoser avec un petit faisceau, provenant de la trifurcation du faisceau M. Un simple coup d'œil jeté sur la figure 6 montre que l'anastomose *a* existant entre les faisceaux foliaires du Houblon peut être considérée comme ayant la même signification que le faisceau *a* du *Passiflora*. L'analogie entre ces deux plantes est donc trop grande pour que je ne puisse pas être autorisé à dire que, dans le Houblon, le faisceau foliaire latéral principal est le faisceau L_1, et que les faisceaux stipulaires S_1, S_2, S_3, S_4 et C n'en sont que des dérivations.

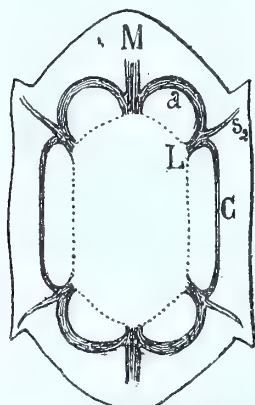


Fig. 7.

Il me reste à montrer comment les auteurs ont pu se tromper sur un exemple aussi net. L'explication en est bien simple : le faisceau L (fig. 7), jusqu'au point où il se bifurque pour donner, d'une part, l'arc *a*, d'autre part, le faisceau stipulaire S_2, a une course presque horizontale. A partir de ce point, le faisceau L devient oblique. Il en résulte que sur une coupe faite un peu trop bas (fig. 7) on ne voit que la

base du faisceau L, le faisceau S_2 et l'arc *a*. On a donc pu croire que S_2 était le faisceau foliaire lui-même, et l'arc *a* une simple anastomose entre le faisceau foliaire latéral L S_2 et le faisceau médian M.

Les explications que j'ai données montrent qu'il n'en est rien et que le Houblon, au point de vue de l'origine de ses faisceaux stipulaires, rentre de la façon la plus complète dans la règle générale.

Platanus vulgaris. — Dans le Platane les feuilles sont isolées sur les différents nœuds de la tige. Les deux stipules, soudées entre elles, enveloppent complètement la tige, au-dessus du nœud, d'une collerette évasée par le haut et ayant un bord festonné. Sept faisceaux (fig. 8) se détachent du cylindre central : un médian M, et six latéraux désignés sur la figure par la lettre L. Presque au sortir du cylindre central, le faisceau L_3 émet un rameau S_1 : c'est le premier stipulaire ; puis, s'incurvant, il distribue sur son trajet les autres faisceaux stipulaires et va se juxtaposer au faisceau L_2 avec lequel il entre dans la gaine.

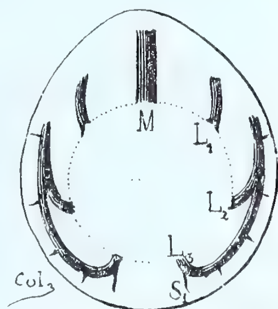


Fig. 8.

Il est évident que si l'on considère S_1 comme le faisceau principal, le faisceau foliaire extrême L_3 se rend tout entier dans la stipule. Tel n'est pas mon avis. Je n'insiste pas cependant sur le cas des Platanes, car nous verrons par la suite que la stipule du Platane est une forme de passage.

Étant donné le nombre déjà considérable des plantes observées par les divers auteurs et par moi-même ; étant donné, en outre, que dans toutes ces plantes, y compris celles autrefois signalées comme exceptionnelles, les choses se passent partout de la même façon au point de vue de l'origine des faisceaux stipulaires, il semble légitime de généraliser.

Je propose donc de nommer *stipule tout appendice inséré*

sur la tige et dont le système vasculaire est exclusivement formé de dérivations empruntées aux faisceaux foliaires. Ces dérivations se produisent toujours de très bonne heure, c'est-à-dire avant que les faisceaux foliaires soient sortis de l'écorce.

En sciences naturelles, il n'existe pas de règle absolue. Aussi n'ai-je pas la présomption de penser que la définition que je donne de la stipule renferme tous les cas possibles. Cependant je la crois assez générale parce que les stipules vraies qui pourront être étudiées par la suite et qui ne rentreront pas dans la règle générale seront en très petit nombre. J'espère d'ailleurs, dans le chapitre suivant, montrer comment s'est formée la stipule, par quelles phases elle a dû passer avant d'atteindre sa forme définitive, celle que l'on rencontre dans un grand nombre de Dicotylédones.

Les stades de transition et les formes de passage constituent évidemment autant d'exceptions à la règle générale. Mais il devient alors facile de les interpréter et de résoudre ainsi un certain nombre de questions jusqu'à présent restées sans réponse.

CHAPITRE II

COMPARAISON DE LA STIPULE ET DE LA LIGULE

1° EXISTE-T-IL DES STIPULES CHEZ LES MONOCOTYLÉDONES?

Les botanistes ont de tout temps été très divisés sur la question de savoir s'il existe ou n'existe pas de stipules chez les Monocotylédones. Ainsi de Candolle, dans son *Organographie végétale* (1), déclare de la façon la plus formelle que « les stipules n'existent dans aucune plante monocotylédone ». C'est, d'ailleurs, l'opinion d'Ach. Richard (2), qui l'énonce d'une façon tout aussi catégorique.

(1) De Candolle, *Organ. végét.*, t. I, p. 334.
(2) Ach. Richard, *Précis de bot.*, p. 126.

Par contre, et comme nous le verrons lorque nous étudierons les vrilles des Smilax, un certain nombre d'auteurs voient dans ces vrilles des stipules modifiées.

M. Prillieux (1), dans une étude sur l'*Althenia filiformis*, s'exprime ainsi : « Immédiatement au-dessus de la ligne d'insertion des feuilles se voient de petits filaments, d'ordinaire au nombre de deux, et situés, l'un à droite, l'autre à gauche de la feuille; ils sont uniquement formés de cellules allongées dans le sens de la longueur de ces petits organes.

« Je ne puis hésiter à y voir des stipules. »

Puis il ajoute pour apporter un argument de plus à sa manière de voir : « M. Irmisch a observé des organes semblables, bien qu'un peu différents de forme, dans les Potamées qu'il a étudiées et, sans vouloir se prononcer sur leur signification, leur a donné le nom de squamules intra-vaginales. Ces squamules me paraissent tout à fait analogues à des stipules très petites que l'on a maintes fois décrites dans d'autres plantes, et je citerai en particulier celles des Crucifères comme tout à fait comparables à celles des Potamées. »

A la suite de cette communication, faite à la Société botanique, M. Duchartre ayant fait remarquer que l'on doutait encore de la présence de stipules chez les Monocotylédones, M. Cosson affirma que la stipule intraire est très évidente chez les *Potamogeton*.

L'année suivante, M. D. Cauvet (2) entreprit de montrer que M. Prillieux était parfaitement en droit de conserver son opinion et de considérer comme des stipules les petits filaments situés à droite et à gauche du point d'insertion de la feuille de l'*Althenia filiformis*. Pour cela, il rechercha s'il n'y aurait pas parmi les Monocotylédones des espèces possédant des appendices analogues à ceux de l'*Althenia* et qui fussent incontestablement des stipules. Il crut les trouver dans les vrilles des *Smilax*, dans les appendices « durs, grêles, très courts, le plus souvent recourbés vers le bas, » qui accompa-

(1) Ed. Prillieux, *Bull. Soc. bot.*, 1864, t. XI, p. 222.
(2) Cauvet, *Bull. Soc. bot.*, 1865, t. XII, 240.

gnent la feuille du *Tamus communis*, occupent la place de stipules latérales et sont, d'après Vaucher (1), les analogues des vrilles des *Smilax*.

Cette étude de M. Cauvet suscita un certain nombre d'observations parmi lesquelles je signalerai celle de M. Cosson, qui déclara n'avoir jamais trouvé chez les Monocotylédones que des stipules intraires toujours analogues à la préfeuille qui avorte quand la stipule est développée. D'autre part, M. Van Tieghem (2) admet très bien que les Monocotylédones puissent avoir des stipules. Pour lui, la piléole de l'embryon des Graminées est une stipule, la ligule des Graminées est une stipule axillaire surélevée, et les Potamées sont considérées par lui comme ayant une double stipule axillaire. Nous aurons, d'ailleurs, l'occasion de revenir sur ce point lorsque nous ferons l'étude spéciale de la ligule.

En présence de tant d'opinions contradictoires, je suis autorisé à regarder la question comme non complètement résolue et, par conséquent, à la reprendre en m'appuyant sur la définition que j'ai établie dans la première partie de ce travail.

Je commencerai mon étude par l'examen du *Tamus communis*, cité par M. Cauvet (3) comme possédant des stipules glandulaires. Dans cette plante, on trouve de chaque côté du point d'insertion de la feuille un petit organe cylindrique qui occupe, en effet, la place occupée habituellement par la stipule. Mais nous avons vu en commençant que ce caractère ne suffisait pas pour déterminer la nature stipulaire d'un organe. Or, lorsqu'on examine une coupe de cet appendice, on remarque qu'il ne renferme jamais la moindre trace de faisceau. Il est exclusivement constitué par un parenchyme formé de cellules allongées dans le sens longitudinal et semble être un simple prolongement du parenchyme du cous-

(1) Vaucher, *Histoire physiologique des plantes d'Europe.*

(2) Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 318, et *Observations anatomiques sur le cotylédon des Graminées* (*Ann. sc. nat.*, *Bot.*, 5e s., t. XV).

(3) Cauvet, *loc. cit.*

sinet sur lequel s'insère la feuille. L'absence de faisceaux ne nous permet donc pas de nous prononcer avec quelque certitude sur la nature de cette émergence. M. Cauvet, qui tient à y voir des stipules, invoque à l'appui de son opinion, celle de Norman sur les stipules glandulaires des Crucifères. Il eût pu faire remarquer aussi qu'il existe parmi les Dicotylédones des stipules en massue dont la forme extérieure rappelle tout à fait celle des organes en question. Je n'en citerai comme exemples que les stipules des *Sambucus* et celles des *Impatiens*. Les unes et les autres sont bien des stipules, car elles renferment des faisceaux dérivant incontestablement des faisceaux foliaires. Mais, si je ne crois pas qu'il soit possible d'affirmer qu'un organe est une stipule parce qu'il en occupe la place, je ne puis non plus admettre qu'on s'appuie, dans le même dessein, sur sa ressemblance extérieure avec une autre stipule bien caractérisée.

Où M. Cauvet (1) me semble avoir raison, c'est lorsque, s'appuyant sur l'étude de l'évolution de l'organe, il arrive à l'homologuer avec la vrille des *Smilax*. En effet, au moment où un jeune rameau de *Tamus* sort de terre, ses feuilles sont réduites à de simples écailles qui représentent la gaine. Puis, à mesure que le rameau grandit, ses feuilles s'allongent un peu, s'étranglent à leur sommet, et le limbe commence à apparaître. Au point où le limbe se détache de la gaine, celle-ci forme deux petites oreillettes. Dans les feuilles suivantes, le limbe grandit, les oreillettes sont plus marquées et changent d'aspect, tandis que, au contraire, la gaine se réduit et tend à disparaître. Vers la cinquième écaille, la gaine n'existe plus. Elle est remplacée par une sorte de coussinet qui supporte d'une part la feuille longuement pétiolée, d'autre part les deux organes que M. Cauvet regarde comme des stipules et qui ne sont autres que les oreillettes modifiées de la gaine.

Or les vrilles des *Smilax* ont une évolution semblable. Il

(1) Cauvet, *Bull. Soc. bot.*, 1865, t. XII, p. 257.

n'est donc pas impossible d'assimiler les vrilles en question aux appendices des *Tamus*, d'autant plus que les *Smilax* et les *Tamus* appartiennent à des familles extrêmement voisines. Mais alors la question revient à démontrer que les vrilles du *Smilax* sont des stipules. Nous verrons plus tard si cela est possible.

Asparagus officinalis. — Dans sa communication, faite le 26 mai 1865 à la Société botanique, M. Cauvet cite encore l'*Asparagus officinalis* comme ayant des stipules. Avant M. Cauvet, un certain nombre de morphologistes et, en particulier, Vaucher (1) avaient émis la même opinion. On sait, en effet, que dans l'Asperge, les feuilles sont remplacées par de petites écailles. A l'aisselle de chaque écaille foliaire et de chaque côté du bourgeon, on trouve un appendice foliacé allongé en pointe. C'est cet appendice qu'on a pris pour une stipule. Mais tous les auteurs, et M. Cauvet (2) lui-même, qui a abandonné sa première opinion, sont maintenant d'avis que ces appendices ne sont autres que des rameaux. Il est, du reste, facile de se convaincre, en faisant des coupes successives dans un nœud d'Asperge, que les faisceaux qui se rendent dans ces appendices proviennent tous et incontestablement des faisceaux du bourgeon axillaire. Je n'insiste donc pas; seulement je ferai observer que si j'ai jugé à propos de citer le cas de l'Asperge, c'est pour montrer à quelles erreurs on s'expose lorsqu'on s'appuie, pour déterminer la nature stipulaire d'un organe, sur des caractères tirés de la place que cet organe occupe relativement à la feuille.

Donc, quoi qu'on en ait dit, ni le *Tamus communis*, ni l'*Asparagus officinalis* ne nous donnent la preuve qu'il existe des stipules chez les Monocotylédones.

Après avoir contrôlé les travaux des auteurs sur le *Tamus* et l'*Asparagus*, j'ai abordé l'étude des *Potamogeton* et des *Smilax*, et je me suis heurté à une énigme dont j'ai longtemps en vain cherché le mot. Ce n'est qu'après avoir suivi la marche

(1) Vaucher, *loc. cit.*
(2) Cauvet, *Bull. Soc. bot.*, 1865, t. XII, 257.

des faisceaux dans la gaine et la ligule des Graminées, que j'ai pu me rendre un compte exact de la façon dont les choses se passent. Aussi, pour plus de clarté, commencerai-je par les Graminées.

2° LIGULE DES GRAMINÉES

Les feuilles des Graminées sont de deux sortes : les unes réduites à de simples écailles insérées sur le rhizome, les autres, rubanées, échelonnées le long du chaume. Ces dernières possédant seules une ligule, c'est d'elles seulement que je m'occuperai.

On sait qu'une feuille de Graminée se compose en général d'une gaine s'insérant tout autour du nœud, d'un limbe et d'une ligule. La gaine, extrêmement développée et fendue suivant l'une de ses génératrices, embrasse le chaume sur une grande longueur. Au point où cette gaine se termine, on remarque deux lames, l'une faisant avec la gaine un angle marqué, c'est le limbe; l'autre qui se trouve dans le prolongement exact de la gaine, et est ordinairement assez peu développée, c'est la ligule.

Je me propose d'étudier :

1° D'où proviennent les faisceaux qui entrent dans la gaine;

2° Quelle est la disposition des faisceaux dans la portion terminale de la gaine et quelle est l'origine des faisceaux ligulaires.

1. *Origine des faisceaux de la gaine.* — Quelle que soit la Graminée que l'on étudie, on constate toujours qu'au nœud les faisceaux forment une masse vasculaire rendue très compliquée par de nombreuses anastomoses. Du pourtour du cylindre central se détachent un certain nombre de faisceaux, qui pénètrent dans l'écorce en sortant du cylindre central en direction radiale. Arrivés à la périphérie de l'écorce, ces faisceaux se relèvent verticalement, et la région où se sont rangés ces faisceaux se sépare de la tige pour former la gaine.

De plus, si l'on examine la disposition des faisceaux de la

gaine, on constate qu'ils sont, normalemeut orientés, le liber en dehors et le bois en dedans et qu'ils offrent une alternance très régulière, un faisceau de grandes dimensions se trouvant toujours entre deux petits.

2. *Ligule.* — Tout ce que l'on sait sur la ligule des Graminées est contenu dans les passages suivants extraits du Traité de botanique de M. Van Tieghem : « Chez les Graminées (1), le limbe forme à sa base une lame relevée en manchette, perpendiculairement à sa direction ; on la nomme *ligule*. Quand elle est très développée, la ligule reçoit des nervures du limbe un certain nombre de branches qui la parcourent parallèlement. Elle n'est donc pas autre chose qu'une ramification du limbe à sa base, perpendiculairement à son plan. » Et plus loin (2) : « La ligule aussi ressemble au limbe; ses nervures proviennent du dédoublement radial de celles du limbe à sa base et sur sa face interne. Comme conséquence de ce dédoublement radial, les faisceaux libéro-ligneux de la ligule sont orientés en sens inverse de ceux du limbe, c'est-à-dire tournent leur liber en dedans ou en dessus, et leur bois en dehors ou en dessous : les faisceaux du limbe et ceux de la ligule se regardent par leur bois. A ce caractère on reconnaîtra toujours une ligule d'avec une double stipule axillaire. »

Il résulte de là : 1° que la ligule est une dépendance du limbe; 2° que les faisceaux sont *toujours* orientés en sens inverse de ceux du limbe.

Je ne crois pas pouvoir admettre ces conclusions sans faire quelques restrictions, principalement en ce qui concerne la dernière qui me semble beaucoup trop générale. Cependant j'insisterai surtout sur la première, qui, pour l'objet de cette étude, a une importance plus grande.

Pour cela étudions la marche des faisceaux dans la

(1) Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 316.
(2) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 823.

portion terminale de la gaine, c'est-à-dire dans la région qui avoisine celle où va se faire la différenciation du limbe. Considérons, par exemple, l'*Arundinaria japonica*, dans lequel la ligule est assez bien développée. Comme dans toutes les Graminées, la gaine de l'*Arundinaria japonica* est parcourue longitudinalement par un certain nombre de faisceaux parallèles entre eux qui, sur une coupe transversale, présentent une alternance très nette, c'est-à-dire qu'il y a toujours un petit faisceau entre deux gros. C'est à ces derniers que Duval-Jouve (1) donnait le nom de *faisceaux primaires*, réservant aux premiers le nom de *faisceaux secondaires*.

Je ne conserve pas ces dénominations, parce que les mots *primaire* et *secondaire* ont actuellement en anatomie végétale

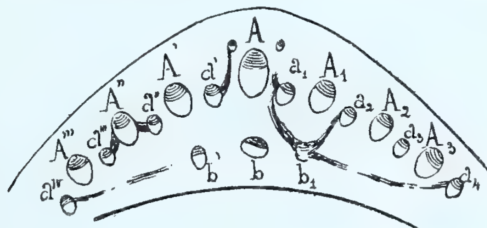


Fig. 9.

un sens précis bien différent de celui que leur attribuait Duval-Jouve.

De distance en distance, des anastomoses transversales relient entre eux les faisceaux de la gaine. Ces anastomoses ont été, pour la première fois, bien décrites par Duval-Jouve(2).

Tous les faisceaux de la gaine sont normalement orientés, c'est-à-dire tournent leur liber en dehors et leur bois en dedans comme le montre la figure 9. Vers la partie supérieure de la gaine apparaît un arc de faisceaux *b*, et dont les trois médians, *b'*, *b*, b_1, proviennent presque exclusivement du dédoublement de faisceaux *a*, renforcés peut-être de quelques rares

(1) Duval-Jouve, *Histotaxie des feuilles de Graminées* (*Ann. sc. nat.*, *Bot.*, 6e sér., t. I, p. 301), et *Étude histotaxique des Cyperus de France*, p. 355.

(2) Duval-Jouve, *Histotaxie des feuilles de Graminées* (*loc. cit.*).

rameaux détachés des faisceaux A. Le faisceau *b*, par exemple, naît tout entier de *a'*. Ce dernier s'incline de façon à s'orienter transversalement, le bois tourné vers A' et le liber vers A. Cela fait, il se coupe en deux suivant une ligne dirigée de A vers A'. La moitié supérieure, reprenant son orientation primitive, reconstitue le faisceau *a'*. Quant à la moitié inférieure, elle vient en pivotant sur elle-même, de façon à tourner son liber en dehors, se placer en *b*, juste en face du faisceau A. Les faisceaux b_1 et *b'*, situés respectivement vis-à-vis des faisceaux A_1 et A', naissent, comme le montre la figure, surtout aux dépens des faisceaux *a*.

Puis les anastomoses transversales, semblables à celles qui

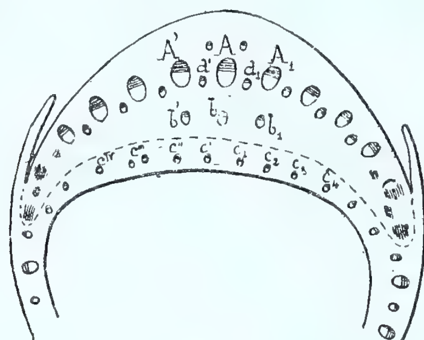


Fig. 10.

ont produit les faisceaux b_1 et *b'*, deviennent plus abondantes, plus rapprochées. Il en résulte au sein du parenchyme, dans la région occupée par les faisceaux *b*, une masse confuse, un véritable diaphragme vasculaire très analogue à ceux que l'on observe dans les lacunes des Graminées aquatiques. La marche des faisceaux dans ce diaphragme est très difficile, sinon impossible à suivre ; mais un peu plus haut les choses s'éclaircissent : les trois faisceaux *b'*, *b*, b_1 qui apparaissent, comme on l'a vu, dès le début de la formation du diaphragme, persistent au-dessus de celui-ci (fig. 10). D'autres faisceaux, que je désigne par la lettre *c* et qui sont nés du diaphragme, se disposent sur une ligne parallèle au bord ventral de la gaine ; c'est-à-dire que l'ensemble de ces faisceaux *c* figure un arc interne

aux deux premiers arcs A*a* et *b'*, *b*, b_1 ; on peut en outre remarquer que les faisceaux d'un arc sont toujours situés vis-à-vis des intervalles qui séparent les faisceaux de l'arc qui le précède immédiatement, à condition de regarder, ce qui est vrai, les faisceaux *a* comme formant un arc interne à l'arc des faisceaux A.

Revenons aux faisceaux *c*. D'abord peu nombreux et n'occupant que la partie médiane de la face ventrale de la gaine, leur nombre ne tarde pas à s'accroître par l'adjonction de nouveaux faisceaux provenant du dédoublement dans le sens radial des faisceaux latéraux de la gaine qui n'ont pas pris part à la formation du diaphragme vasculaire dont il a été question.

Or remarquons que le rayon de courbure de l'arc des faisceaux *c* étant plus grand que le rayon de courbure de l'arc des faisceaux *a*, ces deux arcs doivent finir par se couper quelque part. C'est, en effet, ce qui arrive.

Il va dès lors nous être facile d'expliquer quels sont les faisceaux qui vont dans le ligule, quels sont ceux qui se rendent dans le limbe.

La ligne de séparation de la ligule est marquée sur la figure 10 par une courbe ponctuée; on voit qu'elle passe entre les faisceaux *b* et les faisceaux *c*. Arrivée au point où l'arc des faisceaux *c* rencontre l'arc des faisceaux A *a*, cette ligne passe derrière les faisceaux A et remonte de façon à se terminer dans le fond de l'échancrure qui s'est produite sur la face dorsale de la gaine. Il en résulte que la ligule reçoit :

1° Tous les faisceaux *c*;

2° Les faisceaux tout à fait marginaux de la gaine.

Résumé. — La marche des faisceaux dans la partie supérieure de la gaine est donc la suivante : les faisceaux médians de la gaine donnent naissance, du côté interne, à de nombreuses ramifications qui, s'anastomosant, forment un diaphragme vasculaire.

Ce diaphragme produit deux séries parallèles de faisceaux.

La série externe (*b*) entre dans le limbe, la série interne (*c*) se rend dans la partie médiane de la ligule.

Les faisceaux latéraux de la gaine, qui n'ont pas pris part à la formation du diaphragme, produisent, par leur dédoublement, les faisceaux ligulaires latéraux. Quant aux faisceaux marginaux de la gaine, ils entrent directement dans la ligule et deviennent, par conséquent, les ligulaires marginaux.

Une première conclusion à tirer de là, au moins en ce qui concerne l'*Arundinaria japonica*, c'est que la ligule n'est pas une dépendance du limbe provenant de son dédoublement tangentiel, mais un simple prolongement de la gaine, puisque ses faisceaux sont tous ou bien des dérivations empruntées aux faisceaux de la gaine bien avant que limbe ait commencé à se différencier, ou bien des faisceaux mêmes de la gaine. J'aurai d'ailleurs l'occasion de revenir sur ce point, auquel j'attache une certaine importance.

Mais il y a plus : si l'on examine attentivement les faisceaux ligulaires de l'*Arundinaria japonica*, on arrive facilement à se convaincre que *tous sont normalement orientés*, c'est-à-dire que *tous tournent*, comme les faisceaux de la gaine et du limbe, *leur liber en dehors et leur bois en dedans*, contrairement à ce que l'on enseignait jusqu'à présent. Cette orientation normale des faisceaux s'explique, du reste, très facilement si l'on admet, comme j'ai essayé de le démontrer, que la ligule n'est pas une ramification du limbe dans son plan, mais un simple prolongement de la gaine.

Ces conclusions sont-elles générales ou tout au moins s'appliquent-elles à des Graminées autres que l'*Arundinaria japonica?*

Les Graminées ayant une ligule assez développée pour être parcourue par un système de vaisseaux sont relativement assez rares. Le plus souvent, la ligule est uniquement parenchymateuse. Le Riz (*Oryza sativa*) a cependant une feuille nettement ligulée, et j'ai pu constater qu'il y a parallélisme complet, sous le rapport de la disposition du système vasculaire, entre la

ligule du Riz et la ligule de l'*Arundinaria japonica*. C'est ce que je vais examiner avec quelques détails.

Comme dans toutes les autres Graminées, la gaine de la feuille de l'*Oryza sativa* reçoit de tout le pourtour du cylindre central de la tige un certain nombre de faisceaux qui se disposent côte à côte sur la face externe ou dorsale de la gaine, de façon que les petits et les gros faisceaux alternent régulièrement. Cette gaine est fendue longitudinalement suivant une de ses génératrices et, du côté diamétralement opposé à la fente, le parenchyme, très lacuneux, devient plus abondant, plus épais, et détermine la formation d'une côte fortement saillante dont je représente une coupe sur la figure 11. Des anastomoses transversales existent de temps à autre entre les faisceaux voisins,



Fig. 11.

et, de plus, de nombreux diaphragmes vasculaires partagent les lacunes en étages successifs. On voit sur la figure 11 l'un de ces diaphragmes provenant des faisceaux a_2 et A_2 et un autre dans la lacune correspondant aux faisceaux A''' et *a'''*. Les faisceaux *b* sont les vestiges de quelques-uns de ces diaphragmes. Beaucoup de diaphragmes, en effet, disparaissent sans laisser de traces, mais d'autres donnent naissance à des faisceaux qui, montant verticalement dans la côte dorsale de la gaine, se placent au point de croisement des travées cellulaires qui circonscrivent les lacunes. La figure 11 montre le faisceau b_4 se formant aux dépens d'un rameau du diaphragme produit par A_2 et a_2.

Une coupe faite un peu plus haut, au point où la ligule commence à se détacher (fig. 12), montre que les faisceaux produits par les diaphragmes se sont disposés sur deux rangs :

1° Un premier rang formé de trois faisceaux *b*, enveloppés d'une gaine épaisse de sclérenchyme comme les faisceaux propres de la gaine, chacun d'eux se trouvant à l'extrémité d'une travée cellulaire dont l'autre extrémité est occupée par un gros faisceau A de la gaine.

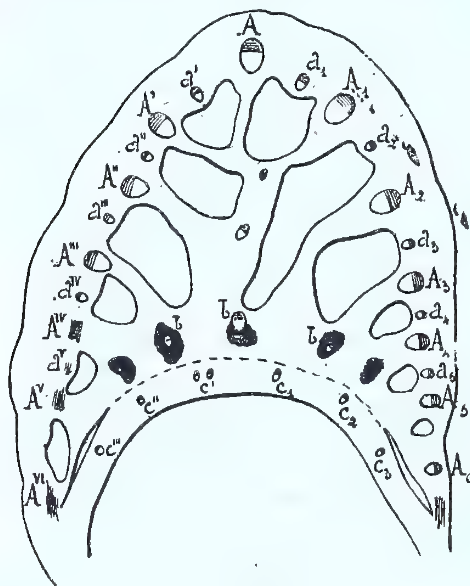


Fig. 12.

2° Un second rang formé de faisceaux *c* plus petits, intercalés aux précédents et dont le système scléreux, lorsqu'il existe, est extrêmement réduit.

Quelques-uns même, les faisceaux c'' et c_2, primitivement entourés d'un sclérenchyme épais, ont abandonné leur tissu de soutien pour venir sur la face interne de la gaine faire partie de l'arc ligulaire.

La séparation de la ligule d'avec le limbe se fait de la manière suivante : une dissociation des tissus s'effectue, et une fente se produit dans la région comprise entre les faisceaux extrêmes de la série *c* et les faisceaux de la série A*a*, là où les deux séries sont très rapprochées et près de se rejoindre (voy. à gauche de la figure 12, en face et en dehors du faisceau c'''). Cette fente s'allonge ensuite par les deux extrémités. A gauche, elle traverse la série A au-dessous du faisceau A^{VI}, *remonte un peu* et gagne le bord de la gaine. A droite de la figure les choses se passent de la même façon et en même temps.

Puis, la fente de gauche et celle de droite marchant à la

rencontre l'une de l'autre dans l'espace compris entre les faisceaux *b* et les faisceaux *c*, finissent par se rejoindre, et la ligule devient libre sur toute son étendue.

On voit que, jusqu'à présent, il existe entre la façon dont prend naissance la ligule de l'*Oryza sativa* et celle dont se constitue la ligule de l'*Arundinaria japonica*, un parallélisme complet : dans les deux cas, des diaphragmes vasculaires produisent deux séries de faisceaux disposés sur deux cercles concentriques. Le cercle externe (*b*) est destiné au limbe, et le cercle interne (*c*) est formé par les faisceaux ligulaires.

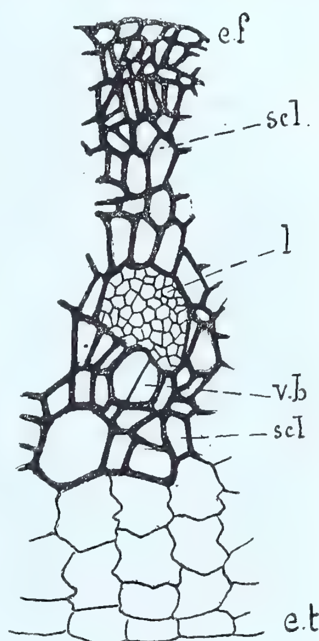


Fig. 13.
ef, épiderme externe; *scl*, sclérenchyme; *l*, liber; *vb*, vaisseau du bois; *et*, épiderme interne.

Si maintenant nous examinons la figure 13 qui représente, dessiné à la chambre claire, un faisceau de la ligule de l'*Oryza sativa*, nous voyons que, contrairement à ce que l'on enseigne, ce faisceau est exactement orienté de la même facon qu'un faisceau de la gaine : le bois tourné du côté interne et le liber du côté externe. Donc, aussi bien au point de vue de l'orientation des faisceaux ligulaires que de leur mode de formation, tout ce que nous avons dit de l'*Arundinaria japonica* est absolument applicable à l'*Oryza sativa*.

Ces deux exemples suffisent pour nous montrer comment, dans le cas où la ligule possède des faisceaux médians, ces faisceaux naissent par dédoublement interne des faisceaux de la gaine.

Qu'on me permette d'interrompre un instant l'étude de la ligule des Graminées. Je la reprendrai plus tard. Mais

les notions que nous venons d'acquérir nous permettant de résoudre complètement, du moins je l'espère, le problème de la vrille des *Smilax*, je crois que l'exposition gagnera en clarté si j'aborde ce problème, alors que les faits que je viens de relater sont encore présents à l'esprit du lecteur.

3° APPLICATION A L'ÉTUDE DE LA VRILLE DES SMILAX

1. *Historique.* — Dans le *Smilax aspera* on trouve de chaque côté du pétiole, au point où celui-ci se rattache à la gaine, un appendice plus ou moins long, contourné en vrille. Ces vrilles ont de tout temps préoccupé les botanistes, et en particulier les morphologistes, et leur nature a été l'objet de nombreuses controverses. Trois interprétations principales ont été mises en avant : on a vu successivement dans les vrilles des *Smilax:* 1° des stipules ; 2° les folioles inférieures d'une feuille trifoliolée ; 3° le produit d'un dédoublement latéral du pétiole.

De Mohl (1), Lindley (2), Link (3), Aug. Saint-Hilaire (4), Le Maout (5) et M. Duchartre (6) regardent les vrilles des *Smilax* comme les *folioles latérales d'une feuille composée.* Mirbel (7) pense qu'elles sont le résultat de la *métamorphose d'une stipule* et les appelle des *vrilles stipuléennes*. Cette opinion est partagée par Treviranus (8), Seringe (9), de Candolle (10), M. Trécul (11), qui leur donnent le nom de *vrilles stipulaires*, par Lestiboudois (12), qui les désigne

(1) De Mohl, *Ueber d. Bau und d. Wind. d. Ranken*, p. 41.
(2) Lindley, *Introd. to bot.*, 2e éd., p. 118.
(3) Link, *Elem. Phil. bot.*, 2e éd., t. I, p. 478.
(4) Aug. de Saint-Hilaire, *Leçons de bot.*, p. 170 et 854.
(5) Le Maout, *Atl. de bot.*, p. 23.
(6) Duchartre, Art. VRILLES, du *Dict. univ. d'hist. nat.*
(7) Mirbel, *Élém. de physiol. et de bot.*, 2e part., p. 680.
(8) Treviranus, *Physiol. der Gew.*, t. II, p. 138.
(9) Seringe, *Élém. de bot.*, p. 175.
(10) De Candolle, *Théor. élément.*, 3e éd., p. 321.
(11) Trécul, *Ann. sc. nat.*, *Bot.*, 3e sér., t. XX, p. 295.
(12) Lestiboudois, *Comptes rendus*, t. XLV, p. 79, 20 juillet 1857, et *Bull. Soc. bot.*, t. IV, p. 745.

sous le nom de *stipules cunéiformes*, et par M. Cauvet (1),

M. Clos (2) se refuse à voir dans ces vrilles soit des folioles, soit des stipules. Il les considère comme formées par un *double prolongement latéral des éléments cellulo-vasculaires du pétiole*. Cependant je dois ajouter qu'il dit explicitement (3) : « Plusieurs morphologistes considèrent la ligule des Graminées comme formée par un simple prolongement de certains éléments anatomiques de la gaine. C'est dire assez qu'à ce point de vue cet organe a son analogue dans la vrille des *Smilax*. » Malheureusement M. Clos semble être revenu plus tard sur cette idée, qui, à mon avis, est la bonne, puisqu'il écrit : « Les vrilles des *Smilax* m'ont paru de simples prolongements *sans signification morphologique* des faisceaux fibro-vasculaires du pétiole (4). »

Je crois que M. Clos a parfaitement raison quand il dit que les vrilles des *Smilax* ne sont ni des folioles ni des stipules.

En effet, aux botanistes qui veulent que ces appendices soient des stipules, on peut répondre que « ordinairement une espèce qui a des stipules à la partie inférieure de sa tige en offre dans toute sa longueur (5) ». Or les vrilles des *Smilax* manquent souvent à certaines feuilles, que rien de plus ne distingue des autres (6).

A ceux qui regardent ces vrilles comme des folioles, on peut faire remarquer combien les feuilles réellement composées sont rares dans la classe des Monocotylédones, auxquelles même Aug. de Saint-Hilaire les refuse (7), et qu'en tout cas la famille des Smilacées, à laquelle appartiennent les *Smilax*, n'en offre pas d'exemple.

Ces arguments, s'ils ne sont pas décisifs, ont bien quelque

(1) Cauvet, *Bull. Soc. bot.*, t. XII, 1865, p. 240 et 257.

(2) Clos, *Bull. Soc. bot.*, t. IV, p. 984.

(3) Clos, *loc cit.*, t. IV, p. 987, ligne 6.

(4) Clos, *loc. cit.*, t. XXVI, p. 154.

(5) Aug. de Saint-Hilaire, *Leçons de bot.*, p. 186.

(6) Clos, *Bull. Soc. bot.*, t. IV, p. 986, et Labillardière, *Sertrum austro-caled.*, p. 17 et 18.

(7) Aug. de Saint-Hilaire, *loc. cit.*, p. 159 et 182.

valeur, et M. Clos (1) n'a pas manqué de les invoquer. Malheureusement, la solution en quelque sorte négative qu'il propose ne pouvait guère satisfaire les botanistes. Aussi la question reste-t-elle pendante.

Je me propose de démontrer que les vrilles des *Smilax* résultent du dédoublement d'une ligule.

2. *La vrille des Smilax est une dépendance de la gaine.* — M. Cauvet, qui, à différentes reprises, s'est occupé de la vrille des *Smilax*, avait admis d'abord (2), sur la foi de Vaucher (3), que les vrilles sont indépendantes de la gaine. Il revient un peu plus loin (4) sur cette opinion, qu'il reconnaît être inexacte; « car, dit-il, si l'on veut les détacher mécaniquement (les vrilles), on entraîne une partie de la gaine ». Cette raison ne mériterait pas d'être rappelée, si l'auteur ne l'avait appuyée d'autres, qui me semblent meilleures.

Étudiant, en effet, le développement de la feuille dans le bourgeon terminal d'un jeune rameau encore dépourvu de vrilles, il remarque que chez les jeunes feuilles le rudiment de la vrille naît *sur la gaine même*, à une distance appréciable de l'origine du pétiole; et ce n'est que lorsque la feuille vieillit que la gaine, d'abord relativement très grande, diminue d'importance, en même temps que grandit la vrille. La portion de gaine qui séparait primitivement la vrille du pétiole devenant de plus en plus petite, la vrille finit par s'insérer directement sur le pétiole.

Ces raisons d'ordre purement morphologique suffiraient à elles seules pour prouver que la vrille étant une production de la gaine, ne peut être une foliole; mais l'étude anatomique de l'organe va vous révéler quelque chose de plus.

Les figures 14, 15, 16, 17, 18 représentent des sections transversales de la gaine faites à différentes hauteurs, depuis la partie inférieure de la gaine jusqu'au point où le pétiole et les

(1) Clos, *Bull. Soc. bot.* (*loc. cit.*).

(2) Cauvet, *Bull. Soc. bot.*, t. XII, p. 240.

(3) Vaucher, *Histoire physiologique des plantes d'Europe.*

(4) Cauvet, *Bull. Soc. bot.*, t. XII, p. 259.

vrilles se séparent. Étudions successivement ces figures.

La figure 14 nous fait voir que les faisceaux de la gaine sont disposés le long d'un arc unique, et qu'ils présentent cette alternance si nette que nous avons rencontrée dans la gaine des Graminées. Il y a cependant entre les *Smilax* et les Graminées une différence qui réside dans la structure du faisceau lui-même. Le faisceau des Graminées se montre, en effet, formé de deux gros vaisseaux ponctués placés latéralement vis-à-vis l'un de l'autre, parallèlement à la face inférieure du limbe;

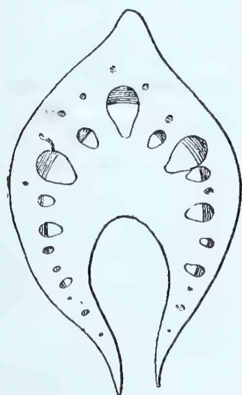


Fig. 14.

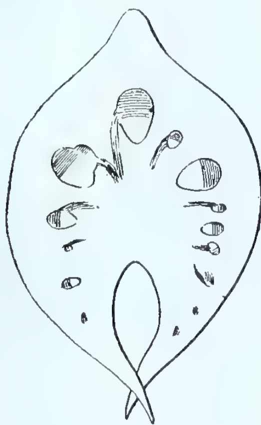


Fig. 15.

D'un groupe de très petits vaisseaux réticulés et ponctués, séparant les deux premiers;

D'un groupe de tissu grillagé placé au-dessus des deux premiers.

Chez les *Smilax*, il y a entre le bois et le liber, dans chaque faisceau, toute une zone de bois non lignifié, qui, par conséquent, ne se colore pas en rouge par la fuchsine ammoniacale; et comme souvent le bois du faisceau se réduit à cette zone, qui même peut à son tour disparaître, il arrive que parfois on suit très difficilement la course des faisceaux. Pour simplifier l'exposition, lorsqu'il m'arrivera de rencontrer un faisceau réduit à son liber, soit seul, soit accompagné de bois non lignifiés, je lui donnerai le nom de *faisceau incomplet*.

Sur la figure 15, on remarque que l'alternance de faisceaux,

si bien marquée sur la figure 14, n'existe plus. Il y a ici une dissymétrie due à la disparition de quelques-uns des petits faisceaux intercalaires de la partie gauche de la section. Mais cette dissymétrie est plus apparente que réelle, attendu que si l'on suit pas à pas, comme je l'ai fait, la marche des faisceaux depuis la section représentée par la figure 14 jusqu'à la section représentée par la figure 15, en observant toutes les coupes intermédiaires, on voit que les petits faisceaux se rapprochent peu à peu des gros jusqu'à venir se confondre avec eux par juxtaposition.

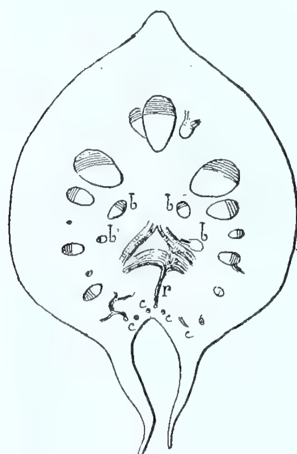


Fig. 16.

Ces petits faisceaux, quoique indistincts, existent donc toujours, et c'est d'eux que partent pour la plupart ces ramifications vasculaires représentées sur la figure 15, et qui toutes se dirigent vers le centre de figure de l'arc formé par l'ensemble des faisceaux de la gaine.

La figure 16 nous montre ce que deviennent ces ramifications. Elles donnent naissance, en leur point de convergence, à une masse fibro-vasculaire tout à fait comparable, et comme origine et comme situation, au diaphragme qui existe, et que nous avons signalé dans la région ligulaire de l'*Arundinaria japonica*.

Or, sur cette même figure 16, nous voyons un certain nombre de faisceaux incomplets. *b*, situés entre le diaphragme et les faisceaux de la gaine, et d'autres faisceaux *c*, très rudimentaires, rangés le long de la face interne.

Les faisceaux *b* proviennent les uns directement des faisceaux latéraux de la gaine, les autres du diaphragme lui-même. Quant aux faisceaux *c*, les extrêmes ne sont autres que les faisceaux marginaux de la gaine, le ou les médians sont détachés du diaphragme. On voit (fig. 16) un faisceau *r* dérivé du diaphragme, et qui va former l'un des faisceaux *c*.

Je ne crois pas inutile de faire remarquer ici que l'arc des faisceaux incomplets *c* du *Smilax* a une origine qui ressemble singulièrement à celle des faisceaux ligulaires de l'*Arundinaria japonica*. Mais poursuivons.

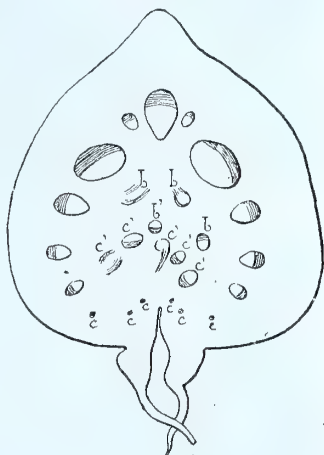


Fig. 17.

Le diaphragme (fig. 17) se divise lui-même en un certain nombre de faisceaux, dont le médian *b'*, incomplet, remonte avec les faisceaux *b* pour aller (fig. 18) former, avec les faisceaux médians de la gaine, devenus plus nombreux parce qu'ils se sont ramifiés, un cercle vasculaire qui entre dans le pétiole.

En même temps, les faisceaux *c'* se partagent en deux groupes. Ces deux groupes se dirigeant, l'un vers la droite, l'autre vers la gauche, vont se réunir aux faisceaux marginaux propres de la gaine et à ce qui reste des faisceaux *c* pour constituer deux cercles vasculaires qui entrent dans les vrilles (fig. 18).



Fig. 18.

Résumé et conclusions. — Donc, en résumé, chez les *Smilax* il se forme, comme chez l'*Arundinaria japonica*, un diaphragme vasculaire placé dans la concavité de l'arc des faisceaux de la gaine.

Ce diaphragme, toujours comme dans l'*Arundinaria*, donne naissance à deux sortes de faisceaux : les uns se rendent dans la feuille, les autres vont, s'il s'agit de l'*Arundinaria japonica*, dans la ligule, et dans les vrilles s'il s'agit du *Smilax*.

Je crois donc être autorisé à conclure de là que les vrilles

des *Smilax* et la ligule de l'*Arundinaria japonica* sont des appendices de même nature, c'est-à-dire que *chacune des deux vrilles du Smilax est une demi-ligule.*

Il est facile de se rendre compte, avant de passer à un autre sujet, que ce résultat ne contredit en rien l'opinion de M. Clos, mais qu'il est incompatible avec celle qui consiste à considérer comme une foliole la vrille des *Smilax*.

4° ÉTUDE DES POTAMÉES

Comme le dit fort bien M. Cosson (1), « le genre *Potamogeton* est, dans l'embranchement des Monocotylées, l'un de ceux chez lesquels la stipule (?) présente les modifications les plus remarquables ». Aussi leur étude trouve-t-elle nécessairement sa place dans ce travail. Je conserve provisoirement à l'organe dont je m'occupe le nom de stipule que lui donne M. Cosson, me réservant de lui en donner plus tard un autre qui lui convienne mieux.

Quel aspect présente cette stipule? Ici je ne puis évidemment mieux faire que de laisser la parole à M. Cosson.

« La stipule, dans la plupart des *Potamogeton*, est constituée par un organe indivis, membraneux, libre, de forme et de longueur variables, inséré à l'aisselle de la feuille, à face supérieure regardant du même côté que la face supérieure de la feuille correspondante, et entourant d'une manière plus ou moins complète la base de l'entre-nœud de la tige...

« Cette stipule axillaire présente, surtout dans les espèces à feuilles pétiolées, deux nervures presque parallèles, saillantes, généralement en forme de carène, placées exactement à la limite du point de contact du pétiole. Assez souvent cette stipule n'est binerviée et bicarénée que dans sa partie inférieure, et quelquefois même elle n'est nullement binerviée. »

Un peu plus loin, M. Cosson revient, pour y insister, sur la place qu'occupent toujours, lorsqu'elles existent, les deux

(1) Cosson, *Note sur la stipule et la préfeuille dans le genre Potamogeton* (*Bull. Soc. bot.*, t. VII, 1860, p. 715).

nervures de la stipule : « La stipule des *Potamogeton*, lorsqu'elle est binerviée, dit-il, *présente si exactement chacune de ses deux nervures sur les points situés à la limite de son contact avec le pétiole*, qu'on ne saurait révoquer en doute l'influence exercée par ce contact. »

Anatomie. — Passons maintenant à l'étude anatomique de quelques espèces. Celles que j'ai surtout examinées sont le *Potamogeton natans* et le *Potamogeton polygonifolium*.

Une section transversale de la tige montre que celle-ci est formée par un cylindre central de faible diamètre entouré d'une écorce épaisse et très lacuneuse. Des coupes faites de plus en plus près du nœud font voir que le cylindre central grossit dans la proportion de 1 à 2, tandis que l'écorce qui, tout le long de l'entre-nœud, avait sur tout son pourtour la même épaisseur, devient, sur l'une de ses faces, beaucoup plus épaisse que partout ailleurs (fig. 19). Cet épaississement de l'écorce indique le point sur lequel s'insérera la feuille.

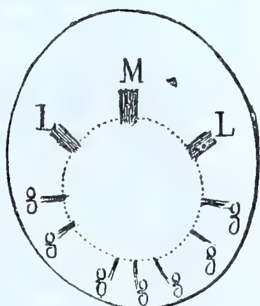


Fig. 19.

En même temps de nombreuses anastomoses s'établissent entre les faisceaux de la tige et donnent naissance à une masse vasculaire compliquée, presque inextricable, tout à fait comparable à celle que l'on observe chez les Graminées dans les planchers nodaux qui partagent le chaume fistuleux en chambres successives.

De cette masse vasculaire et sur tout son pourtour partent en rayonnant (fig. 19) des faisceaux qui augmentent graduellement d'importance à mesure qu'ils se rapprochent davantage de la région où doit se trouver la feuille. Si l'on compare ce mode d'origine de faisceaux *g*, L et M à la façon dont prennent naissance les faisceaux de la gaine des Graminées, on constate une singulière analogie, et même l'analogie est telle, qu'il est presque inutile d'aller plus loin pour être convaincu que ces faisceaux se rendent dans une gaine.

En effet, les faisceaux *g*, après un court trajet horizontal, se relèvent verticalement lorsqu'ils ont atteint la périphérie de l'écorce et immédiatement la partie périphérique dans laquelle se sont rangés les faisceaux *g* se sépare du reste de l'écorce. Les bords marginaux de la gaine sont alors complètement isolés (fig. 20).

Or la portion de gaine comprise entre le nœud et le point d'attache du limbe, partie qui, chez les Graminées, est très développée, est ici très réduite. Il en résulte que les faisceaux L et M, au lieu de demeurer verticaux pendant quelque temps comme les faisceaux *g* pour obliquer ensuite et entrer dans la

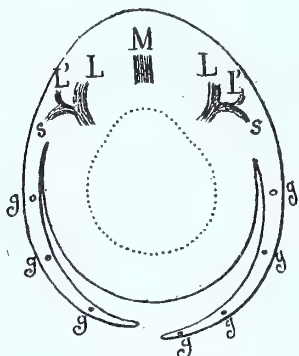


Fig. 20.

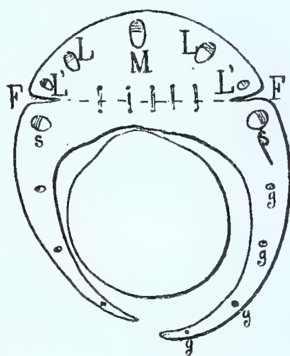


Fig. 21.

feuille, obliquent tout de suite pour se rendre dans le pétiole (fig. 20).

Deux importantes dérivations S des faisceaux L reviennent en arrière et se placent dans le prolongement de l'arc formé par les faisceaux *g* (fig. 21) pendant que la gaine achève de s'isoler complètement de la tige. Enfin, une fente F s'amorce à droite et à gauche et le pétiole, différencié, ne tarde pas à devenir indépendant, tandis que la *stipule axillaire* (Cosson), se prolongeant fort au-dessus du point d'attache du pétiole, sert d'organe protecteur au bourgeon axillaire.

Ce que l'on observe dans le *Potamogeton polygonifolium* est identique à ce que je viens de décrire chez le *Potamogeton natans*. Je ne ferai donc pas de répétitions inutiles.

Identité de l'organe axillaire des Potamogeton *et de la ligule des Graminées.*

Je rappelle en quelques mots les résultats auxquels je suis arrivé à la suite de l'étude de la ligule faite dans le second paragraphe de ce chapitre.

Si, avec la généralité des botanistes, nous appelons *ligule*, la languette qui prolonge, chez les Graminées, la gaine au-dessus du point d'insertion du limbe, nous remarquons que cette ligule est formée au moins de deux parties : 1° ses bords, qui ne sont que les bords de la gaine elle-même avec ses vaisseaux propres ; 2° sa portion médiane dont les faisceaux sont dus à des ramifications du côté interne des faisceaux de la gaine qui se rendent dans le limbe.

Mais, dans la grande généralité des cas, la portion moyenne de la ligule ne renferme pas de faisceaux, même lorsque la ligule est très développée, comme, par exemple, dans le *Psamma arenaria*, où, selon Duval-Jouve (1), elle peut atteindre une longueur de 4 centimètres; car dans ce cas les deux nervures ligulaires que signale cet auteur sont dues à de simples faisceaux de sclérenchyme. Il semble donc que cette partie médiane n'ait qu'une importance médiocre et soit seulement destinée à combler tant bien que mal le vide laissé dans la gaine par l'isolement du limbe. Peut-être aussi, comme le veut M. Cosson (2), l'absence de faisceaux est-elle due à la compression que cette partie subit dans le bourgeon, entre la tige d'une part et la feuille de l'autre. Toujours est-il que les faisceaux manquent la plupart du temps.

Ces deux parties de la ligule, nous les retrouvons d'une façon indiscutable dans l'appendice axillaire des *Potamogeton*. Mais ici il y a quelque chose de plus. Nous trouvons deux faisceaux S qui s'accusent au dehors par une côte saillante,

(1) Duval-Jouve, *Anatomie de l'arête des Graminées* (*Mém. de l'Ac. des sciences et lettres*, Montpellier, 1871).

(2) Cosson, *loc. cit.*

comme l'a très bien remarqué M. Cosson, et qui naissent des faisceaux latéraux foliaires L, exactement comme nous avons vu dans le chapitre premier que naissent les faisceaux stipulaires dans les stipules bien caractérisées. Si nous pouvions retrouver dans quelques Graminées ces faisceaux S ou leurs analogues, l'assimilation de la ligule des Graminées à l'appendice axillaire des *Potamogeton* deviendrait alors plus facile.

Or examinons la ligule du Riz au moment où le limbe s'isole. Lorsque la fente qui doit séparer le limbe de la ligule commence à se produire (fig. 12, p. 26, voy. à gauche de cette figure vis-à-vis c^{III}) on voit les faisceaux latéraux de la gaine A^{IV}, A^{V}, A^{VI} qui obliquent fortement pour venir se concentrer dans la partie médiane du limbe. L'obliquité du dernier faisceau de la gaine qui pénètre dans le limbe est même telle, qu'il est presque horizontal. Soit L ce faisceau (fig. 22). Or c'est au moment même où ce faisceau L pénètre dans la feuille que la dissociation des tissus destinée à isoler complètement le limbe commence à s'opérer dans la région même que ce faisceau L parcourt dans sa course horizontale. Il arrive alors que ce faisceau L bifurque : une branche seulement pénètre dans le limbe, où elle forme le foliaire latéral extrême L, et l'autre branche S reste dans une sorte de talon attaché à la ligule par une partie rétrécie, comme si ce talon avait une tendance à s'isoler et à devenir indépendant.

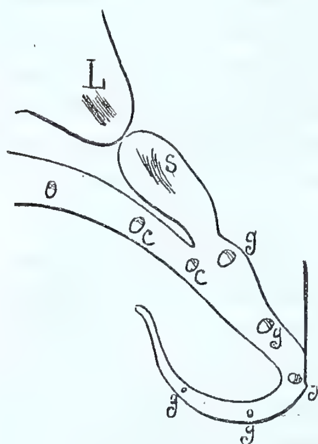


Fig. 22.

Dans l'*Arundinaria japonica* je n'ai pas vu le faisceau L se partager en deux branches, mais le talon T existe. Il ne reste du faisceau L dans ce talon qu'un paquet de sclérenchyme, comme dans le *Psamma arenaria* d'ailleurs. Mais même lorsqu'aucun faisceau vasculaire ou sclérenchymateux ne le

parcourt, ce talon existe presque toujours plus ou moins développé.

Bien plus, je prétends qu'il est possible de le retrouver dans la vrille des *Smilax*. Que l'on se reporte, en effet, à la figure 18 (p. 33), on voit avec la dernière évidence que le dernier des faisceaux de la gaine qui entre dans le pétiole se divise en deux branches, dont l'une revient en arrière pour faire partie du cercle vasculaire de la vrille, exactement comme l'une des branches du faisceau L (fig. 22) revient en arrière pour faire partie de la ligule.

L'analogie est donc complète entre la ligule des Graminées, la vrille des *Smilax* et l'organe axillaire des *Potamogeton*. Dans ces trois groupes, au moins chez quelques types, on retrouve dans la ligule les trois régions si distinctes chez les *Potamogeton*, à savoir :

1° La région des faisceaux *g* (fig. 22), qui n'est autre que le prolongement pur et simple de la gaine, et que, pour cette raison, j'appelle la *région engainante* de la ligule ;

2° La région des faisceaux S qui, comme je l'ai déjà fait remarquer, naissent exactement de la même façon que les faisceaux stipulaires des stipules vraies. Aussi donnerai-je à cette région le nom de *région stipulaire ;*

3° La bande, parenchymateuse dans le *Potamogeton* et dans la plupart des Graminées (1), parcourue par de petits faisceaux dans l'*Oryza sativa*, l'*Arundinaria japonica* et quelques autres, qui relie l'une à l'autre les deux régions stipulaires, qui provient du dédoublement tangentiel de la partie de la gaine destinée à devenir le pétiole et que je nommerai la *région axillaire.*

Je crois donc pouvoir conclure de cette discussion que si l'on appelle *ligule* l'organe en question dans le Riz, on *doit aussi appeler ligule l'appendice axillaire des Potamogeton.*

On pourrait cependant m'objecter qu'il y a entre les

(1) Les Graminées que j'ai étudiées à ce point de vue sont : *Paspalum dilatatum, Asprella histryx, Trisetum rigidum, Melica altissima, Stipa pennata, Lagurus ovatus, Saccharum strictum.*

Graminées et les *Potamogeton* que j'ai étudiés une différence dont il faut tenir compte ; c'est que chez les Graminées il y a entre le nœud de la tige sur lequel s'attache la feuille, et le limbe une très grande longueur de gaine qui n'existe pas chez le *Potamogeton natans* et le *Potamogeton polygonifolium*, ou qui, si elle existe, est extrêmement réduite.

A cela il est facile de répondre qu'il ne faut pas attacher à la présence ou à l'absence de la partie infra-pétiolaire de la gaine une importance trop grande, attendu qu'elle peut exister ou ne pas exister selon que l'on examine non seulement les diverses espèces d'un même genre, mais même les diverses parties d'un même individu. Deux citations en feront foi.

D'abord M. Cosson (1) : « Dans le *Potamogeton pectinatus* elle (la stipule axillaire) offre une disposition toute particulière : elle se soude avec la partie pétiolaire de la feuille à laquelle elle adhère par sa face externe et avec laquelle elle s'enroule pour former une gaine embrassant la tige et le rameau. Elle n'est libre qu'au sommet, où elle fait saillie sous forme d'une membrane au-dessus de la gaine de la feuille. Il est impossible de ne pas être frappé de l'extrême analogie de cette disposition avec celle de la ligule des Graminées. »

C'est absolument mon avis. Seulement M. Cosson, qui veut que la ligule des *Potamogeton* soit une stipule axillaire, a besoin que cette stipule s'insère à l'aisselle de la feuille. Rencontrant alors le cas du *Potamogeton pectinatus*, où la gaine infra-pétiolaire s'est développée et où, par conséquent, la ligule des *Potamogeton* est devenue une ligule type de Graminée, il pense qu'il existe une soudure entre le pétiole et la face externe de la stipule axillaire, soudure qu'il est absolument inutile d'imaginer, si l'on envisage les choses comme je l'ai fait plus haut.

D'autre part, M. Prillieux, dans l'étude qu'il a faite d'une Potamée fort rare, l'*Althenia filiformis*, écrit (2) : « A la région du rhizome la gaine se développe seule, le limbe n'ap-

(1) Cosson, *Bull. Soc. bot.* (*loc. cit.*), t. VII, 1860, p. 716.
(2) Prillieux, *Bull. Soc. bot.* (*loc. cit.*), t. XI, 1864, p. 221.

paraît que sur la portion dressée de la tige. Il est inséré presque au sommet de la gaine des feuilles inférieures. Sur les feuilles supérieures il émane de la partie inférieure de la gaine. Si l'on nomme ligule la portion de la gaine situéee au delà de l'insertion du limbe, on dira que, dans les feuilles inférieures de la partie dressée de la tige, la gaine est très grande et la ligule très petite ; dans les feuilles supérieures, au contraire, la ligule est très grande et la gaine très petite. »

Plus généralement, je dis qu'il en est de même pour les Graminées et les Potamées, et que chez les Graminées la gaine est très grande et la ligule très petite, tandis que chez les Potamées c'est ordinairement l'inverse : la ligule est très grande et la gaine très petite. Entre ces deux états extrêmes, on trouve toutes les transitions et l'on passe insensiblement des Graminées aux *Potamogeton* par le *Potamogeton pectinatus* et l'*Althenia filiformis*.

La prétendue stipule des *Potamogeton* est donc une *ligule*.

5° LES TROIS RÉGIONS DE LA LIGULE

On se rappelle que j'ai reconnu dans la *ligule axillaire* du *Potamogeton* et dans la ligule de quelques Graminées, l'existence de trois régions bien distinctes au point de vue de l'origine des faisceaux qui s'y rendent; ce sont : 1° la *région engainante ;* 2° la *région stipulaire ;* 3° la *région axillaire* (1). Je veux démontrer que ces trois régions, fortement unies et formant un tout complet chez le *Potamogeton*, peuvent, en se différenciant de plus en plus, *devenir indépendantes les unes des autres*.

1° D'abord la région engainante et la région stipulaire peuvent manquer et la ligule se trouver réduite à sa lame axillaire. C'est ce qui arrive, par exemple, dans l'*Asprella histryx* où tous les faisceaux de la gaine entrent dans le limbe. Il en est de même pour une autre Graminée, le *Melica altissima*. Dans ces deux cas, la ligule n'est plus qu'une lame parenchy-

(1) Voy. plus haut, p. 39.

mateuse sans grande importance. Dans le *Lagurus ovatus*, la région engainante est extrêmement petite ; deux ou trois faisceaux, de très faibles dimensions, y restent seuls ; on a là, en quelque sorte, une forme de passage entre le cas de l'*Asprella histryx* ou du *Melica altissima* et le cas de l'*Arundinaria japonica* ou du *Saccharum strictum*, Graminées dans lesquelles la région engainante de la ligule est, au contraire, extrêmement développée et renferme un grand nombre de faisceaux. J'ajouterai que je n'ai trouvé d'exemple de cette réduction de la ligule à sa région axillaire que dans les Graminées.

2° Le faisceau le plus marginal de la gaine, ou, si la gaine infra-pétiolaire est peu développée, le dernier faisceau foliaire peut, en se bifurquant, donner naissance à un faisceau stipulaire : dans ce cas, la région engainante n'existe pas, puisque tous les faisceaux nés du cylindre central entrent dans le pétiole, et il ne reste que les deux régions stipulaires réunies par la lame axillaire. On donne d'habitude à cet appendice, lorsque, la gaine étant nulle, il s'insère à l'aisselle même de la feuille, le nom de *stipule axillaire*. Je ne vois pas la nécessité de changer le nom.

Seulement on admet qu'une stipule axillaire est formée de deux stipules concrescentes, c'est-à-dire qui se seraient soudées sur la ligne médiane. On voit, d'après tout ce que je viens de dire, qu'une stipule axillaire est *un organe unique*, tout ce qui reste d'une ligule, *et non pas deux organes soudés*. En ceci je me trouve de nouveau d'accord avec M. Cosson; car il écrit (1) : « Ceci nous amène à considérer la stipule des *Potamogeton*, de même que celle des Graminées, comme formée par un organe unique, et non par deux organes soudés par leur bord interne. »

Mais la lame axillaire, lorsqu'elle existe, accuse souvent une tendance à se diviser. Nombre de Graminées ont une ligule bifide au sommet, il peut même arriver qu'elle se segmente en une foule de poils. Si alors la région engainante n'existe

(1) Cosson, *Bull. Soc. bot.* (*loc. cit.*, p. 716).

pas non plus, la région stipulaire subsiste seule de chaque côté du pétiole et on a deux *stipules*. J'ai donné assez d'exemples de ce cas dans le premier chapitre pour prouver qu'il peut se présenter.

D'ailleurs, la région stipulaire de la ligule, même lorsqu'elle ne reçoit pas de faisceaux, s'isole assez fréquemment du reste. Cela se voit, par exemple, chez les Joncées. Ce fait avait déjà été remarqué par Laharpe et ensuite par Duval-Jouve.

Voici ce que dit Laharpe de la gaine des *Joncus* (1) : « Toujours elle offre à sa jonction avec le limbe deux petites oreillettes analogues aux ligules des Graminées, quoique situées sur les côtés du limbe et non entre lui et la tige. »

Duval-Jouve (2) critique le mot « toujours » employé par Laharpe et dit qu'il faut le remplacer par « souvent ». Pour moi, cela n'a pas d'importance; l'essentiel est que je puisse dire « quelquefois ».

D'autre part, Duval-Jouve écrit (3) : « Les stipules s'isolent quelquefois un peu sur les côtés, vers la naissance du limbe et forment ces saillies qu'on a appelées oreillettes chez les *Festuca* et les *Triticum*. »

Or, chez les espèces à gaine infra-pétiolaire très peu développée comme les *Potamogeton natans* et *polygonifolium* où la protection du bourgeon axillaire n'est pas assurée par la gaine, la ligule se développe beaucoup et la région stipulaire, mieux caractérisée, recevant des faisceaux importants, ne peut que tendre encore davantage à devenir indépendante.

3° La région engainante peut exister seule. Je n'insiste pas sur ce cas, dont nous verrons des exemples dans le *Ficus elastica* et le *Magnolia grandiflora*.

4° Je n'ai pas encore trouvé de cas où la région engainante et la région stipulaire existent simultanément; mais il

(1) Laharpe, *Monographie des Joncées*, p. 18.

(2) Duval-Jouve, *Bull. Soc. bot.*, 1871, t. XVIII, p. 235.

(3) Duval-Jouve, *Anatomie de l'arête des Graminées* (*Mém. de l'Acad. des sciences et lettres*, Montpellier, 1871).

n'est pas impossible que l'on rencontre des organes qualifiés stipules et recevant des faisceaux directement du cylindre central, en outre des faisceaux stipulaires. De pareilles stipules ne rentreraient pas dans la règle que j'ai énoncée à la fin du chapitre premier. Mais elles constitueraient de ces exceptions dont on peut dire qu'elles confirment la règle.

5° L'exemple des *Potamogeton* nous prouve que la gaine proprement dite, celle que j'appelle la gaine infra-pétiolaire, peut rester très petite ou même ne pas se développer du tout.

D'autre part, nous avons vu que la gaine supra-pétiolaire ou ligule se compose de trois régions qui peuvent exister indépendamment l'une de l'autre. Si donc la gaine infra-pétiolaire ne s'étant pas développée, la région stipulaire de la ligule existe seule, on comprend que la stipule qui en résulte soit insérée sur la tige tout près de la base du pétiole, ce qui est sa place habituelle.

6° NATURE DE LA STIPULE

La première conséquence qui résulte de cette étude, c'est qu'une stipule est une portion de ligule et représente par conséquent une gaine. M. Duchartre (1) a donc raison de rappeler que « l'opinion la plus répandue consiste à les regarder (les stipules) comme formées par la gaine qui, pour les constituer, se serait plus ou moins isolée de la feuille ». Il ne faudrait cependant pas croire qu'il y ait un accord complet entre cette opinion et la mienne. Pour M. Duchartre, en effet, c'est la gaine infra-pétiolaire qui se séparant du pétiole devient la stipule, tandis qu'à mon avis, lorsqu'il y a une stipule vraie, insérée sur la tige, c'est que la gaine proprement dite a subi un arrêt de développement et est restée rudimentaire ou nulle, et que la ligule seule a persisté (2).

L'opinion de M. Duchartre me semble se rapprocher davan-

(1) Duchartre, *Élém. de botanique*, 2e édit., p. 486.

(2) Voyez plus loin le paragraphe où il est question de la piléole de l'embryon des Graminées. Là, la stipule est très nette, parce que la gaine est restée rudimentaire.

tage de celle de Kunth (1), qui considère la gaine des Graminées, des Cypéracées et des Joncées comme constituée par des stipules pétiolaires dont la ligule ou les poils qui la remplacent seraient l'extrémité libre. Le pétiole représenté par la nervure médiane serait intimement uni à ces stipules et confondu avec elles dans la plupart des Graminées.

On comprend alors que, comme le dit M. Duchartre, cette gaine stipulaire pourrait s'isoler dans certains cas pour constituer des stipules.

Je ne saurais non plus partager l'opinion de M. Van Tieghem, pour qui les stipules sont des folioles. Il écrit, en effet (2), que « toute feuille stipulée est une feuille composée ». Je crois qu'il est plus exact de dire que toute feuille stipulée est une feuille ligulée, c'est-à-dire engainante.

Il est cependant juste de faire remarquer que la confusion entre les stipules et les folioles est très naturelle pour qui n'a pas fait de la question une étude spéciale. Dans un grand nombre de cas on a pris des stipules pour les folioles, et inversement. M. Clos (3) en cite quelques exemples :

« M. Baillon dit des *Viburnum :* « Ces plantes fournissent une bonne démonstration de ce fait que les stipules sont des lobes de feuille » (*Adans.*, I, 872). Sans doute le *Cobæa scandens* et les *Otophora* montrent les folioles inférieures de la feuille composée différentes des autres : « *foliolis... infimis quasi in stipulas transformatis* », écrit Blume des seconds (*Rumphia*, III, 142). Mais que de fois on a pris des folioles inférieures pour des stipules ! Cela a été le cas pour les genres *Bonjeania*, *Tetragonolobus*, *Lotus*, gratifiés par presque tous les auteurs modernes et récemment encore par MM. Wilkomm et Lange (*Prodr. Fl. Hisp.*, III, 337-339) de stipules foliacées, comme le faisait Linné pour le *Lotus tetraphyllus*, bien que Cambessèdes, Trinius, E. Mayer (in *Bot. Zeit.* de 1843, p. 423),

(1) Kunth : « Gramineæ... stipulæ petiolares cum petiolo connatæ non nisi apice (ligula) liberæ » (*Enum. plant.*, t. I, p. 5).

(2) Van Tieghem, *Traité de Bot.*, p. 318.

(3) Clos, *Bull. Soc. bot.*, t. XXVI, 1879, p. 152.

Fischer (*Ind. sec. sem.*) et M. Norman (*Quelques observ. de morph.*, 14) aient dévoilé les vraies stipules de ces genres dans de petites languettes hypophylles promptement caduques ».

« Les deux prétendues stipules (*stipulæ foliolis similes...*) admises dans le *Crotalaria arborescens* Lamk par Jacquin (*Vindob.*, III, 37), par de Candolle (*Prodr.*, II) ne sont que des folioles, car les stipules manquent à quelques espèces de *Crotalaria*, et une espèce (*C. quinquefolia*) a cinq folioles. Poiteau a pris et figuré à tort comme stipules deux folioles pétiolées terminant les pétioles ailés du *Lathyrus ochrus* (*Cours d'hort.*, p. 297, f. 86).

« MM. Bentham et Hoocker refusent les stipules aux *Canarium* pour n'y voir que des folioles inférieures différentes des autres (*Gen. Pl.*, I, 324). M. Spach les admet chez plusieurs espèces de ce genre ; à en juger par la figure du *C. commune* donnée par Rumph (*Amb.*, II, t. 47), il me paraît difficile de dénier le nom de stipules à ces *bina foliola... squamosa quæ peculiaris sunt structuræ et formæ.* »

On voit par ces exemples que les cas où la confusion entre stipules et folioles est possible sont assez nombreux. Cependant, *à défaut d'autres preuves*, il en existe, tirées du développement qui, à elles seules, me semblent prouver d'une façon suffisante que les stipules et les folioles ne sont pas des organes de même ordre.

En effet, en 1846, de Merckelin avait écrit (1) que dans les feuilles simples comme dans les feuilles composées, les stipules constituent la partie la plus jeune de toute feuille. M. Trécul a montré (2) que cela n'est pas toujours vrai. Mais il a montré, en outre, et c'est ce sur quoi j'insiste particulièrement, que dans les feuilles composées à formation basipète, *les stipules naissent avant les folioles inférieures, commençant même, dans quelques cas, avant les supérieures.*

Il me semble que si les stipules étaient des folioles, elles

(1) De Merckelin, *Entwicklungsgeschichte der Blattgest.*, trad. in *Ann. sc. nat., Bot.*, 3e sér., t. VI, p. 220.

(2) Trécul, *Ann. sc. nat., Bot.*, 3e sér., t. XX, p. 245, 298, 299.

devraient suivre l'ordre d'apparition de ces folioles et ne se montrer que tout à fait en dernier lieu dans les feuilles composées à formation basipète.

Enfin une opinion me reste à examiner : c'est celle qui veut que la stipule ne soit ni une dépendance de la gaine ni une foliole, mais un organe indépendant au même titre que la feuille elle-même. Cette opinion n'est pas professée par la généralité des botanistes. Ainsi, outre ceux que je viens de citer un peu plus haut, Dupetit-Thouars écrit (1) : « La stipule accompagne toujours la feuille. » Aug. de Saint-Hilaire (2) : « Les stipules nées du même nœud que la feuille en sont une répétition latérale, une sorte de dédoublement. » Germain de Saint-Pierre dit (3) que chacune des deux stipules latérales de la feuille peut être considérée comme une dépendance de l'une des moitiés latérales de la feuille et, par conséquent, comme un demi-organe. Enfin, Lestiboudois écrit (4) que « les stipules, parties de la feuille, sont formées par les faisceaux ou les fibres latérales de cet organe ».

La théorie de l'indépendance des stipules a été défendue surtout par J. G. Agardh et M. Clos. Ainsi Agardh (5) écrit que « les stipules ne sont point une partie de la feuille, car elles se forment avant elle, et elles s'éloignent le plus habituellement des feuilles sous tous les rapports et même dans leur structure ».

Il me semble qu'ayant prouvé que les stipules ne sont qu'une modification de la ligule, je pourrais me dispenser de discuter cette opinion. Mais comme il est possible de répondre en peu de mots aux arguments invoqués par Agardh et M. Clos, on me pardonnera d'y consacrer quelques lignes.

D'abord M. Trécul (6) ayant démontré que les stipules naissent souvent d'une façon tardive, on ne peut invoquer,

(1) Du Petit-Thouars, *Cours de phytol.*, p. 46.
(2) Aug. de Saint-Hilaire, *Morphologie*, p. 189.
(3) Germain de Saint-Pierre, *Bull. Soc. bot.*
(4) Lestiboudois, *Bull. Soc. bot.*, t. IV, 1857, p. 746.
(5) Agardh, *Bot. Zeit.*, 2e sér., VII, t. II, p. 759.
(6) Trécul, *loc. cit.*

comme l'a fait Agardh, l'apparition des stipules avant les feuilles, pour considérer les premiers de ces organes comme indépendants. Cette remarque a déjà été faite par M. Clos lui-même (1).

L'indépendance des stipules paraît à M. Clos suffisamment établie par les faits suivants :

1° « J'ai, dit-il, précédemment cité nombre de plantes où les stipules présentent seules, souvent même multipliées et réunies en stipulium au voisinage de l'inflorescence ou à celle-ci, les feuilles ayant complètement disparu. »

D'abord ce que M. Clos appelle des stipules est-ce bien des stipules ? et ensuite, en supposant que cela en soit, de ce que les folioles disparaissent peu à peu des feuilles de l'*Acacia heterophylla* pour ne laisser subsister que la nervure médiane, s'ensuit-il que les folioles soient des organes indépendants de cette nervure ? De ce que la coiffe finit à un certain moment par se détacher de la racine de l'*Azolla caroliniana*, est-on en droit de conclure que la coiffe et la racine sont deux organes indépendants ? Il serait facile de multiplier ces comparaisons.

2° « Les stipules, ajoute M. Clos, existent seules au bas des tiges et des rameaux de quelques espèces de *Phaca*..., etc. »

Mais est-il si difficile de trouver des plantes chez lesquelles sur les rameaux inférieurs, par exemple, la feuille soit réduite à une simple gaine ! S'ensuit-il que la gaine est indépendante de la feuille ?

Par conséquent, je ne crois pas les raisons invoquées par M. Clos suffisantes pour faire changer d'avis les botanistes, qui regardent la stipule comme une dépendance de la feuille.

Donc, à mon avis, la stipule n'est ni un organe indépendant, comme le veut M. Clos, ni une foliole, comme le pense M. Van Tieghem, mais *une ligule axillaire réduite à ses deux régions juxtapétiolaires*.

(1) Clos, *Bull. Soc. bot.*, XXVI, 1879, p. 191, en bas.

7° STIPULES DES MONOCOTYLÉDONES

Après avoir, dans ce qui précède, passé en revue toutes les espèces auxquelles, jusqu'à présent, on accordait des stipules, nous pouvons remarquer que nulle part nous n'avons trouvé de stipules comparables à celles qui sont si fréquentes chez les Dicotylédones.

Il est bon cependant de rappeler que chez les *Potamogeton* et quelques Graminées, nous avons signalé, dans la ligule, l'existence d'une région stipulaire très nette et présentant tous les caractères d'une stipule vraie, et que, par conséquent, s'il n'existe pas de stipules proprement dites chez les Monocotylédones, on y rencontre du moins le début de la stipule, puisque, selon nous, la stipule provient de l'isolement de la région stipulaire de la ligule devenue axillaire.

Mais si, au lieu d'étudier la plante adulte, nous étudions l'embryon, les résultats ne sont plus les mêmes. Je n'ai pas à entreprendre ce travail, qui a été fait pour les Graminées par M. Van Tieghem (1).

M. Van Tieghem a constaté que dans l'embryon des Graminées un faisceau se détache ordinairement du cylindre central pour entrer dans l'écusson qui est le cotylédon.

Ce faisceau se divise plus ou moins tôt selon les espèces, et émet de chaque côté une branche qui, contournant le cylindre central, redevient verticale pour se rendre dans la piléole. On voit que cette piléole ne reçoit en fait de faisceaux que deux faisceaux latéraux dérivés l'un et l'autre du faisceau foliaire. Elle peut, par conséquent, en toute rigueur, être considérée comme une stipule axillaire, et c'est la conclusion même de M. Van Tieghem.

Que la piléole corresponde à la ligule complète à trois régions, je le crois. Mais comme la gaine infra-pétiolaire a été, ici, frappée d'un arrêt de développement qui équivaut à une atrophie complète, elle ne reçoit pas la moindre trace de

(1) Van Tieghem, *Sur le cotyléd. des Gram.* (*Ann. sc. nat., Bot.*, 5e sér., t. XV, p. 1).

faisceaux et, par conséquent, ceux-ci ne se prolongent pas dans la région engainante de la ligule, qui reste, par cela même, purement parenchymateuse. La région stipulaire prend alors une telle importance qu'il est légitime de ne pas tenir compte de la région engainante et de dire, comme l'a fait M. Van Tieghem : *La piléole des Graminées est une stipule axillaire.*

Il est donc possible de trouver des stipules chez les Monocotylédones. Mais il faut ajouter que cet organe, tel qu'on le conçoit habituellement, n'existe, jusqu'à présent, que dans l'embryon des Graminées.

RÉSUMÉ

Dans la première partie de ce chapitre, après avoir examiné les diverses opinions émises sur la question de savoir s'il existe ou n'existe pas de stipules chez les Monocotylédones, après avoir discuté les arguments invoqués en faveur de leur existence, j'ai constaté que la question était loin d'être résolue.

J'ai commencé par l'étude des Graminées. Au point de vue de la constitution de leur ligule, celles-ci peuvent se partager en deux groupes : 1° celles chez lesquelles la partie médiane de la ligule reçoit des faisceaux; 2° celles dont la partie médiane de la ligule est parenchymateuse.

L'étude des premières, peu nombreuses, montre que les faisceaux de la partie médiane de la ligule, *normalement orientés*, proviennent de ramifications internes des faisceaux de la gaine, tandis que les faisceaux des parties latérales de la ligule ne sont que le prolongement pur et simple des faisceaux latéraux de la gaine.

En comparant les vrilles des *Smilax* à cette ligule, j'arrive à cette conclusion que les vrilles des *Smilax* sont constituées par une ligule dédoublée.

Je passe ensuite aux Potamées, je compare leur organe axillaire à la ligule des Graminées, et je trouve identité de

structure : donc l'organe axillaire des *Potamogeton* est une ligule complète; mais comme la gaine inférieure manque, je rappelle cette particularité en lui donnant le nom de *ligule axillaire.*

Dans toute ligule complète, je constate l'existence de trois régions : la *région engainante*, la *région stipulaire*, la *région axillaire*, qui peuvent s'isoler l'une de l'autre.

Par conséquent, si dans une ligule axillaire les deux régions stipulaires subsistent seules, on a deux appendices insérés de chaque côté du pétiole de la feuille, ce sont des stipules proprement dites.

La stipule n'est donc pas une foliole ou un organe indépendant ; c'est une *ligule axillaire incomplète.*

Enfin, revenant au point de départ, je cherche à dégager de cette étude la réponse à cette question : Existe-t-il des stipules chez les Monocotylédones?

Si l'on cherche chez les Monocotylédones des stipules identiques à celles des Dicotylédones, *non il n'en existe pas*, sauf dans l'embryon des Graminées, où elles sont très nettes. Mais dans les plantes adultes il n'existe que des ligules qui sont aux stipules ce que le tout est à la partie.

CHAPITRE III

APPLICATIONS

Nous sommes maintenant en possession de matériaux qui vont nous permettre, je l'espère, d'éclaircir quelques points obscurs de l'histoire des stipules, ou même de résoudre quelques questions controversées.

Ce chapitre complète donc les deux précédents.

Je n'ai pas l'intention de passer en revue tous les cas douteux qui peuvent se présenter : cela m'entraînerait trop loin dans une énumération sans grand intérêt. Je compte choisir mes exemples de façon à être aussi bref que possible, me con-

tentant de montrer comment et dans quelles limites on doit appliquer les résultats obtenus.

Je commence par les Polygonées.

1° LES POLYGONÉES

Les Polygonées sont, en général, des herbes annuelles ou vivaces, dont les feuilles, le plus souvent isolées, ont un pétiole plus ou moins embrassant. Un étui membraneux très mince se détache du nœud et de l'aisselle de la feuille, et, enveloppant complètement la tige, monte assez haut pour recouvrir la base de l'entre-nœud immédiatement supérieur. C'est cet organe axillaire et engainant que l'on a successivement regardé comme une gaine, une double stipule axillaire ou un organe spécial auquel on a donné le nom d'*ochrea*. Ce dernier nom lui est donné par presque tous les botanistes descripteurs qui se sont occupés de la famille des Polygonées (1). Mais je ne crois pas qu'il existe de travail suivi ayant pour but d'établir la nature morphologique de l'organe et de l'homologuer avec un autre organe végétal connu.

Cependant, M. Van Tieghem écrit (2) : « Les stipules s'unissent quelquefois entre elles, bord à bord, soit du côté du pétiole, soit du côté opposé, soit enfin des deux côtés à la fois, en formant un étui qui persiste autour de la base de l'entre-nœud, comme dans les Polygonées (Renouée, Oseille) ».

« Il est évident, ajoute-t-il, qu'entre une double stipule axillaire comme celle du *Melianthus major* et une ligule comme celle des Graminées, il n'y a qu'une différence de hauteur d'insertion; cette stipule est une sorte de ligule basilaire; cette ligule est une sorte de double stipule exhaussée. Aussi, quand la gaine manque aux feuilles des Graminées, la ligule qui se développe alors davantage devient-elle une stipule axillaire semblable à celle des Polygonées. »

J'ai montré ce qu'il faut penser de ces expressions : « Les stipules se soudent ou s'unissent »; les stipules ne sont pas

(1) Voyez, par exemple, Luerssen, *Medicin. et Pharmac. bot.*, p. 532.
(2) Van Tieghem, *Traité de bot.*, p. 318.

primitivement séparées pour se souder ensuite l'une à l'autre; c'est leur état primitif, et si chez les Dicotylédones elles sont souvent distinctes, c'est que la lame axillaire qui les réunissait s'est fendue. Mais, sauf ce léger détail, je partage entièrement la manière de voir de M. Van Tieghem. A mon avis, l'ochrea des Polygonées est une ligule, identique à la ligule des Graminées. C'est ce que je vais tâcher de démontrer en précisant un peu, c'est-à-dire en recherchant si les trois régions ligulaires ont persisté dans la ligule des Polygonées.

Comme, chez tous les *Polygonum*, les choses se passent de

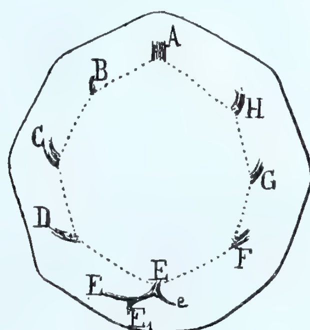


Fig. 23.

la même façon; il me suffit d'en étudier un. Celui que je prends comme type, est le *Polygonum lapathifolium*.

Une section transversale de la tige (fig. 23) nous montre un cylindre central octogonal, comme la tige elle-même. Des huit sommets de cet octogone se détachent, presque en même temps, huit faisceaux, A, B, C, D, E, F, G, H. Dès leur origine, tous ces faisceaux s'incurvent, en se dirigeant vers le faisceau A, qui, lui, deviendra le faisceau médian du pétiole; le faisceau E, diamétralement opposé au faisceau A, s'incurve immédiatement vers la gauche et, à peine sorti du cylindre central, émet à droite un rameau *e*.

Tous ces faisceaux gagnent obliquement la périphérie de l'écorce et s'y rangent. Les premiers qui y arrivent sont les faisceaux E, E_1, *e*, D et F. Une fente se produit alors qui, allant du faisceau C au faisceau G, en contournant le

cylindre central, isole complètement du reste de la tige la portion d'écorce dans laquelle se sont rangés les faisceaux

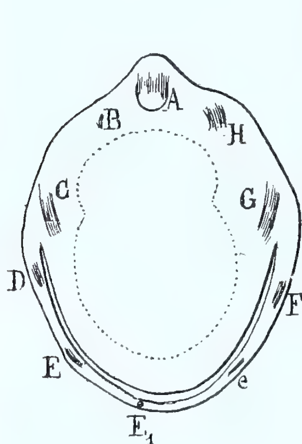


Fig. 24.

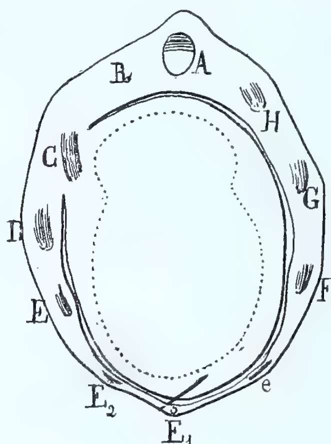


Fig. 25.

D, E et F (fig. 24). Puis, lorsque les faisceaux C et G ont atteint eux-mêmes la périphérie de l'écorce, la fente se prolonge, et la gaine de la feuille devient alors libre sur tout son pourtour (fig. 25). C'est, en effet, une gaine, car si l'on se reporte à la page 19, où il est question de la gaine des Graminées, on constate que l'origine des faisceaux est la même dans les deux cas. Seulement, tandis que chez les Graminées les faisceaux de la gaine, très développés, montent verticalement pendant assez longtemps et ne s'incurvent que plus haut pour entrer dans le limbe, ici, la gaine inférieure étant très courte et *tous* les faisceaux de cette gaine entrant dans la feuille, au lieu de monter verticalement, ils vont directement à la feuille, en course oblique.

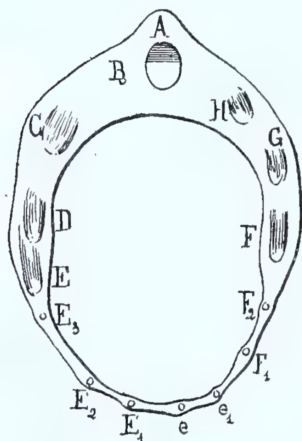


Fig. 26.

Le faisceau E finit par atteindre le faisceau D (fig. 26), s'y

juxtapose, et tous deux ensemble rejoignent le faisceau C pour former, dans la région qui deviendra le pétiole, une masse vasculaire que j'ai représentée dans la figure 27.

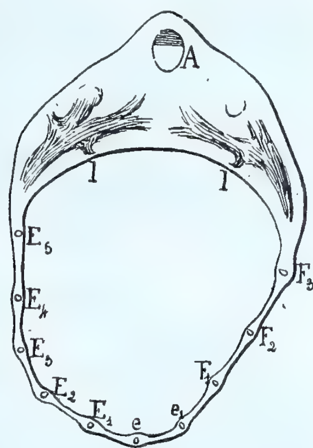


Fig. 27.

Les mêmes relations existent de l'autre côté entre les faisceaux E et F.

Dans leur trajet à travers la gaine, les faisceaux extrêmes E et F, soit lorsqu'ils étaient isolés, soit après s'être réunis aux faisceaux C, G, ont semé derrière eux de petites ramifications vasculaires verticales, *e*, E_1, E_2, E_3..., F_1, F_2, qui montent dans l'étui. En outre, on voit sur la figure 27 deux petits faisceaux *l*, *naissant de la face interne de la masse vasculaire.* Lorsque ces faisceaux *l* se sont redressés verticalement, une lame se détache (fig. 28) de la face ventrale de la région pétiolaire de la gaine, et l'organe axillaire devient indépendant, forme un étui qui se prolonge sur toute la longueur de l'entre-nœud.

Si nous cherchons maintenant à interpréter les faits, nous voyons que le *Polygonum lapathifolium*, comme les autres *Polygonum*, possède une véritable gaine inférieure très bien caractérisée, recevant des faisceaux de tout le pourtour du cylindre central (fig. 23, 24, 25). Cette gaine s'épaissit sur l'une de ses faces, qui, peu à peu, devient le pétiole. *Tous* les faisceaux de la gaine passent dans le pétiole (fig. 26, 27, 28), et il ne reste dans l'étui que des dérivations des faisceaux foliaires externes; c'est donc la région stipulaire d'une gaine supérieure ou ligule, dont la région axillaire est constituée par la lame (fig. 28) qui

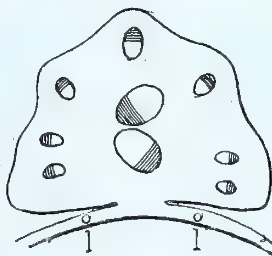


Fig. 28.

se détache de la face ventrale du pétiole et qui est parcourue par les faisceaux *l*, *l*, rameaux internes des faisceaux pétiolaires de la gaine. L'« ochrea » des Polygonées est donc une ligule réduite à sa région stipulaire et à sa région axillaire; on pourrait l'appeler une *stipule axillaire*. Mais comme il reste une gaine inférieure, cette stipule, surélevée, n'occupe pas sa place ordinaire à l'aisselle même de la feuille. Je crois donc qu'il serait préférable d'exprimer ce fait en conservant le mot ligule et en disant que l' « ochrea » des Polygonées est une *ligule*.

2° LA STIPULE AXILLAIRE DU PLATANE

A la fin du chapitre premier nous avons déjà dit quelques mots de la stipule axillaire du Platane, et donné, en même temps, un schéma de la façon dont naissent les faisceaux de l'organe en question. Il va maintenant nous être possible de préciser davantage.

On se rappelle que, dans le Platane, du pourtour de chaque nœud se détache un étui foliacé qui enveloppe complètement l'entre-nœud sur une certaine partie de sa longueur. De plus, le bourgeon axillaire passe sous une sorte de voûte pratiquée à la base de cet étui ou stipule, pour venir se loger dans une excavation de la partie inférieure élargie du pétiole.

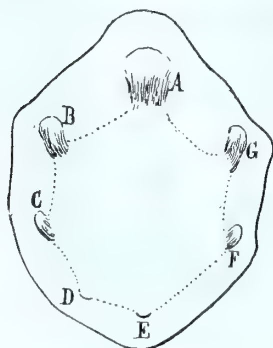


Fig. 29.

Voyons maintenant comment cette stipule se rattache à la feuille et à la tige.

Une section transversale de la tige, un peu au-dessous du nœud, nous montre sept faisceaux, A, B, C, D, E, F et G, sortant du cylindre central (fig. 29). C'est le faisceau A qui se détache le premier, puis les faisceaux B et G, et ainsi de suite jusqu'aux faisceaux D et E, qui font à peine saillie sur le cercle fibro-vasculaire du cylindre central, alors que le faisceau A est déjà complètement sorti.

Dès leur origine tous ces faisceaux obliquent vers la région moyenne occupée par le faisceau A, région qui deviendra le pétiole.

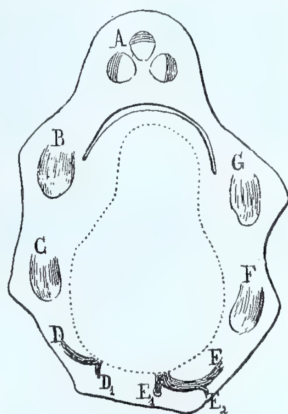


Fig. 30.

Sur la figure 30 on remarque : en haut, entre le faisceau A et le bourgeon axillaire, une fente qui n'est autre que le début, ou mieux, le premier indice de la cavité pétiolaire dans laquelle sera logé le bourgeon axillaire.

En bas, les faisceaux E et D se dirigent à droite et à gauche respectivement vers les faisceaux F et G, en émettant sur leur trajet de petits rameaux vasculaires E_1, E_2 et D_1, qui, lorsqu'ils ont atteint la périphérie de l'écorce, se redressent et montent verticalement.

Dans la figure 31, qui représente une section faite dans le nœud à un niveau un peu supérieur aux deux sections précédentes, les faisceaux D et E ont atteint les faisceaux C et F et se sont juxtaposés à eux sans s'y fondre; il est même assez facile de distinguer, dans la masse commune, les vaisseaux et les fibres qui leur sont propres. Ceci est vrai, surtout pour le faisceau E, qui, comme le montrent les figures 32 et 33, reste distinct du faisceau F jusque dans le pétiole même.

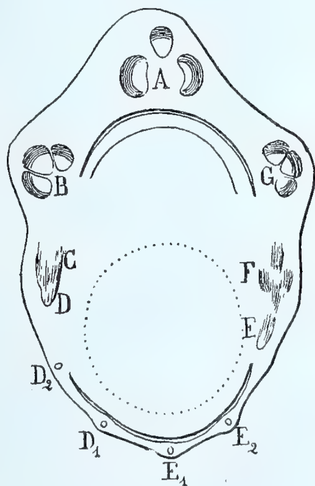


Fig. 31.

En bas de la figure on remarque que la région périphérique de l'écorce ne se détache, pour former ce que j'appellerai provisoirement l'*étui*, que lorsque les faisceaux dérivés des faisceaux foliaires sont complètement formés.

A mesure que les faisceaux E et D se rapprochent du pétiole,

la fente qui isole l'étui suit ces faisceaux, et s'allonge, par conséquent, par ses deux extrémités. Elle finit, lorsque les faisceaux D et E sont entrés dans le pétiole, par rejoindre la fente qui sépare le bourgeon axillaire du pétiole, et une section du pétiole et de l'étui, à ce niveau, présente l'aspect de la figure 32.

On remarquera que les faisceaux D et E, avant d'entrer dans le pétiole, ont détaché deux faisceaux, D_3 et E_3, notablement plus gros que les autres, ce qui nous permet de constater

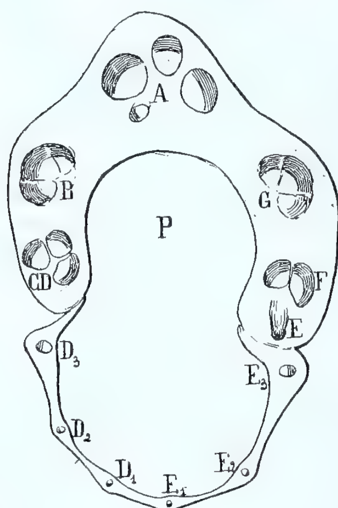


Fig. 32.

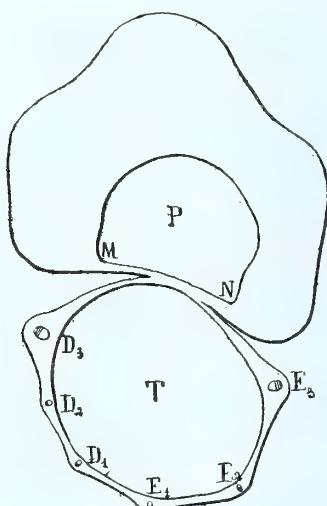


Fig. 33.

une fois de plus la prédominance que tend à prendre la région qui touche au pétiole.

Continuons à faire des sections de plus en plus haut. On ne tarde pas à voir (fig. 33) apparaître une lame M N, exclusivement parenchymateuse, qui relie les deux cornes du croissant que forme la section du pétiole dans la figure 32. Cette lame M N limite une cavité P, dans laquelle se loge le bourgeon axillaire. Cette cavité n'existe d'ailleurs qu'à la base du pétiole, elle va constamment en s'atténuant et ne tarde pas à disparaître.

Mais en même temps que cette lame M N se forme, on la

voit se dédoubler tangentiellement et donner naissance à une lame également parenchymateuse qui réunit l'une à l'autre les deux extrémités E_3 et D_3 de l'étui. La cavité T, enclose par l'étui, renferme la tige.

Dans tout ce qui précède, ne voyons-nous pas que l'étui est un appendice *inséré au nœud, et qui reçoit exclusivement des faisceaux dérivés des faisceaux foliaires, avant que ceux-ci soient sortis de l'écorce?* C'est la définition même de la stipule; et comme cette stipule est complète en ce sens qu'elle possède sa lame axillaire, nous pouvons donc dire que l'étui du Platane est une *stipule axillaire.*

3° COMPARAISON DE LA STIPULE AXILLAIRE DU PLATANE AVEC LA LIGULE DES POLYGONÉES

Il est impossible de comparer les figures 23, 24, 25, 26, 27 et 28 avec les figures 29, 30, 31, 32 et 33, qui représentent, les premières, la marche des faisceaux foliaires du *Polygonum lapathifolium*, les secondes, la marche des mêmes faisceaux dans le Platane, sans être frappé de la grande analogie qui existe entre les deux plantes. Dans l'une et dans l'autre, en effet, ces faisceaux naissent *de tout le pourtour* du cylindre central de la tige et s'incurvent immédiatement dans la direction du pétiole. Dans leur trajet du cylindre central au pétiole, les faisceaux extrêmes émettent, dans les deux cas, des branches verticales qui montent, soit dans la ligule, soit dans la stipule, et constituent à eux seuls le système vasculaire de l'un ou l'autre organe. Dans le *Polygonum*, comme dans le Platane, une lame axillaire se détache de la face ventrale du pétiole.

Je ne vois entre les deux organes que deux différences : 1° la lame axillaire du *Polygonum* reçoit des faisceaux, tandis qu'elle reste purement parenchymateuse dans le Platane. Mais cette différence est de bien faible importance, puisque nous voyons dans une même famille, les Graminées, cette lame axillaire présenter les deux états; 2° il existe dans le *Poly-*

gonum une gaine inférieure bien caractérisée, gaine qui reçoit les faisceaux issus du cylindre central et destinés au pétiole. Ce sont les faisceaux de cette gaine qui se rendent dans le pétiole, tandis que dans le Platane les faisceaux foliaires circulent dans l'écorce et y restent pendant tout leur trajet, sans qu'il soit possible de constater la présence d'une gaine inférieure, si réduite qu'elle soit. Mais n'avons-nous pas vu dans un même genre (*Potamogeton*) les *P. natans* et *polygonifolium* n'avoir qu'une gaine très réduite, tandis que le *P. pectinatus* en possède une très développée. Dans les Graminées, les feuilles ordinaires n'ont-elles pas une gaine inférieure de grande dimension, tandis que la feuille cotylédonaire n'a qu'une gaine supérieure ou ligule sans gaine inférieure ?

Je crois donc pouvoir dire qu'il y a identité complète de nature entre la ligule des Polygonées et la stipule du Platane. Seulement, tandis que chez les premiers il existe une gaine inférieure, très distincte quoique souvent très réduite, surmontée d'une ligule, chez les seconds, la gaine inférieure n'existe plus, la ligule est insérée directement autour du nœud, et dans ce cas on peut lui conserver, comme on en a l'habitude, le nom de *stipule*.

De cette étude, nous pouvons conclure que M. Henry (1) a raison lorsqu'il donne des « ochrea » aux Platanes ; et c'est là une raison de plus de rapprocher, comme certains auteurs le font, les Polygonées des Urticacées, auxquelles on rattache généralement les Platanées (2).

Enfin j'ajouterai, en passant, qu'il y a peut-être encore une analogie entre les deux familles dans la position toujours asymétrique du bourgeon axillaire.

(1) *Die Knospenhüllen sinde venwachsen oben Ochreae* (*Nov. acta., nat. cur.*, t. XVIII, part. 1, p. 535, t. 39.

(2) Van Tieghem, *Traité de Bot.*, p. 1397.

4° LES FIGUIERS

On sait que les espèces qui composent la famille des Urticacées ont toutes, sauf de rares exceptions (*Parietaria*), des stipules soit caduques, soit persistantes. Parmi les premières on classe d'habitude l'organe qui, chez les *Ficus*, s'insère tout autour du nœud de la feuille la dernière apparue, enveloppe complètement d'une sorte de coiffe protectrice l'extrémité de la tige ainsi que les jeunes feuilles qui l'entourent, s'ouvre par une fente longitudinale, se dessèche et tombe, permettant ainsi à une nouvelle feuille de s'étaler à son tour. Extérieurement cet organe ressemble singulièrement à une ligule des Polygonées, mais à une ligule extrêmement développée.

Il y a cependant, à première vue, une différence entre la ligule des *Polygonum* et l'organe des *Ficus* : c'est que la ligule des *Polygonum* reste généralement entière sur tout son pourtour et sur toute sa longueur, tandis que l'organe des *Ficus* est fendu du haut en bas suivant la génératrice médiane de sa région axillaire. Mais cette différence me semble de faible importance, car dans le même genre *Ficus* nous trouvons le *Ficus elastica*, dont la « stipule » est fendue comme il vient d'être dit, et le *Ficus ferruginea* chez qui elle est en outre fendue suivant la génératrice diamétralement opposée à la première ; d'ailleurs, dans le *Polygonum Bistorta*, la ligule est aussi fendue dans sa région axillaire.

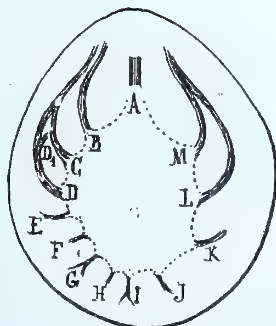


Fig. 34.

Quoi qu'il en soit, faisons l'étude anatomique de l'organe et voyons si cette étude nous fournira des indications utiles. Je prends comme exemple le *F. ferruginea* dans lequel la marche des faisceaux est un peu plus facile à suivre que dans la *F. elastica;* la figure 34 représente schématiquement ce qui se passe au nœud.

Ce schéma n'est autre chose que la projection horizontale de la marche des faisceaux depuis le moment où ils s'échappent du cylindre central jusqu'au moment où le dernier faisceau foliaire est entré dans le pétiole. La hauteur de tige comprise entre ces deux points extrêmes est au plus de 1 millimètre.

La figure 34 montre que les faisceaux A, B, C, D, M et L, pénètrent tous dans la feuille. Quant aux autres, soit qu'ils se ramifient, soit qu'ils restent indivis, ils entreront dans la « stipule ».

De plus le faisceau D produit un faisceau D_1, que l'on peut

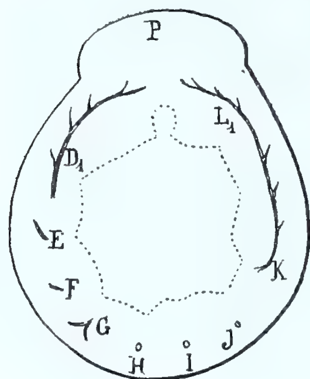
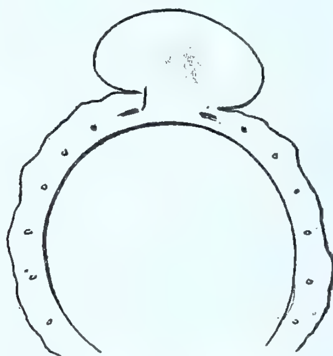


Fig. 35.


Fig. 36.

suivre sur la figure 35 et qui circule dans la région comprise entre le pétiole et le bourgeon axillaire. Il en est de même du faisceau K, qui vient se réunir à un faisceau L_1, dérivé de L comme D_1 est dérivé de D. Puis la région périphérique de l'écorce, dans laquelle viennent se ranger les faisceaux E, F, G... et les faisceaux provenant de D_1, de K et de L, s'isole de façon à constituer la « stipule » du *Ficus* (fig. 36). Nous avons déjà, à plusieurs reprises, en particulier pour les *Potamogeton*, décrit la façon dont s'effectue cette séparation. Il est donc inutile d'insister sur ce point.

L'organe axillaire du *Ficus ferruginea* reçoit donc directement du cylindre central les faisceaux E, F, G, H, I, J et K,

dans sa région diamétralement opposée au pétiole. Quant aux faisceaux de la région axillaire, ils proviennent de rameaux internes des faisceaux foliaires D et L. L'organe des *Ficus* connu est donc une ligule réduite à sa région engainante et à sa région axillaire, la région stipulaire étant peu nette.

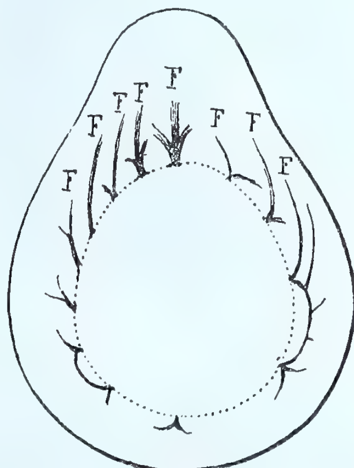


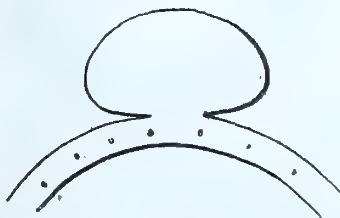
Fig. 37.

Mais comme, de plus, la gaine inférieure manque totalement, la ligule en question est une *ligule axillaire* au même titre que l'organe correspondant des *Potamogeton*.

L'étude du *Ficus elastica* nous donnerait des résultats identiques. On peut remarquer, en passant, que le bourgeon axillaire occupe, comme dans les Polygonées, comme dans le Platane, une position nettement asymétrique.

5° LA STIPULE DU MAGNÒLIA GRANDIFLORA

La figure 37 a été obtenue de la même façon que les précédentes, c'est-à-dire en projetant toutes les coupes successives faites dans la tige immédiatement au-dessous du nœud sur l'une d'entre elles. Tous les faisceaux F se rendent dans le pétiole, les autres vont se ranger à la périphérie de l'écorce qui deviendra plus tard l'étui, et ce n'est que lorsque les faisceaux foliaires sont tous arrivés dans le pétiole que l'étui s'isole. La gaine inférieure manque donc. De plus, la face ventrale du pétiole se détache de façon à former une lame axillaire. Nous


Fig. 38.

avons donc encore ici un étui absolument identique à la ligule axillaire des *Ficus* et, en particulier, à la ligule du *Ficus ferruginea*, puisque, dans l'un et dans l'autre, l'organe se sépare en deux moitiés par deux fentes qui se produisent le long de deux génératrices diamétralement opposées, l'une de ces fentes se trouvant exactement à l'aisselle du pétiole. Remarquons, en outre, que les faisceaux de la ligule indiquent une tendance à s'anastomoser les uns avec les autres. Nous allons voir ces anastomoses qui se font irrégulièrement dans le *Magnolia grandiflora* devenir la règle dans le *Ricinus communis*.

6° LA STIPULE DU RICIN

On sait que les toutes jeunes feuilles du Ricin et le bourgeon terminal sont enveloppés d'une sorte de coiffe tout à fait analogue, comme forme et comme situation sur le nœud, à la ligule du *Ficus elastica*. Cet organe, très promptement caduc, laisse autour du nœud, en se desséchant et en se détachant de la tige, une cicatrice toute semblable à celle qui, dans le *Ficus*, marque, au nœud, la ligne d'insertion de la ligule.

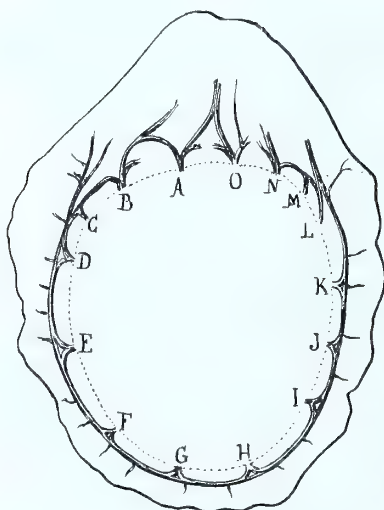


Fig. 39.

La figure 39, schématique et toujours obtenue par le même procédé, montre que tous les faisceaux qui sortent du cylindre central, sauf les médians qui se rendent directement dans le pétiole, se jettent tous dans un demi-anneau vasculaire qui fait tout le tour du cylindre central, et dont les extrémités libres entrent dans le pétiole. Cet anneau est produit par les anastomoses transversales qui s'établissent entre les faisceaux voisins. C'est

de là que partent tous les petits faisceaux destinés à la stipule. On voit que l'on peut considérer tous les faisceaux qui sortent du cylindre central comme des faisceaux foliaires, puisque tous se rendent au pétiole. Nous avons donc bien réellement ici affaire à une vraie stipule comparable à celle du Platane, puisqu'elle ne reçoit comme faisceaux que des dérivations de faisceaux foliaires.

Il semble que la stipule du Ricin soit une forme de passage entre la stipule très nette du Platane et la ligule axillaire du *Magnolia grandiflora*, par exemple. Si l'on veut bien, en effet, se reporter à la figure 37, on peut se convaincre que dans le *Magnolia* quelques faisceaux commencent à s'anastomoser deux à deux. Dans le Ricin les anastomoses se multiplient et forment une ceinture vasculaire qui concourt à la formation du système vasculaire de la feuille, et enfin, dans le Platane, tous les faisceaux, sans qu'il soit besoin d'intermédiaire, vont directement dans le pétiole. Aussi, quoique je préfère regarder l'organe en question comme une vraie stipule, ne verrais-je aucun inconvénient à ce qu'on lui donnât le nom de ligule axillaire. J'ajouterai enfin que, lorsque cette stipule ou cette ligule axillaire se détache de la tige, d'une part, et du pétiole, de l'autre, ce dernier ne se dédouble pas tangentiellement, de façon à former une lame axillaire. C'est une différence à signaler entre la stipule du Ricin et la ligule du *Magnolia*. Car, dans ce dernier, la lame axillaire commence par se former pour se diviser ensuite longitudinalement.

7° LES STIPULES ÉPINES

Robinia pseudacacia. — A la base des feuilles du *Robinia* se trouvent deux épines latérales très aiguës, que l'on s'accorde généralement à regarder comme des stipules, sans cependant en être bien sûr. Cette opinion s'appuie, en effet, sur cette habitude que l'on a de considérer comme stipule tout organe situé à la base de la feuille, et grâce à laquelle certains auteurs ont pu qualifier de stipule la vrille des Cucur-

bitacées et les épines de l'*Azima tetracantha*. Il n'est donc pas inutile de chercher si réellement les épines du *Robinia* sont des stipules.

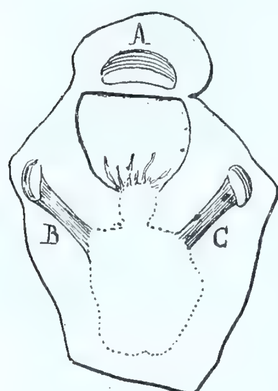


Fig. 40.

Considérons la figure 40 : trois faisceaux A, B et C, se sont détachés du cylindre central. A entre immédiatement dans la région qui deviendra le pétiole et qui est séparée du cylindre central par une grande lacune dans laquelle se loge le bourgeon axillaire. Les deux faisceaux latéraux B et C s'échappent d'abord suivant le rayon et viennent aboutir à deux saillies latérales, qui ne sont autres que la base des épines. Si à partir de ce point on continue à faire des coupes successives, on constate que ces faisceaux B et C demeurent verticaux pendant un certain temps. Puis, brusquement (fig. 41), ils redeviennent obliques et se dirigent vers la lacune, le long des parois latérales de laquelle ils se disposent. La lacune s'atténue ensuite peu à peu, finit par disparaître complètement, et les trois faisceaux A, B et C, réunis, forment la masse vasculaire du pétiole. Les trois faisceaux A, B et C sont donc bien évidemment des faisceaux foliaires.

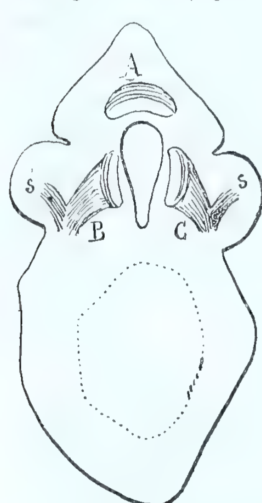


Fig. 41.

Or, au moment où les faisceaux B et C s'incurvent (fig. 41), ils se bifurquent, c'est-à-dire qu'ils envoient une ramification S dans chaque épine. Celle-ci ne tarde pas alors à devenir indépendante, en se séparant du pétiole.

Les épines du *Robinia pseudacacia* sont donc des appendices insérés sur la tige et dont le système vasculaire est exclusivement formé de dérivations empruntées aux faisceaux foliaires. Par définition, ce sont donc des *stipules*.

Capparis spinosa. — Le Câprier épineux possède, lui aussi, à la base de chaque feuille deux épines latérales qui occupent exactement la même place que les stipules épines du *Robinia pseudacacia*. Il n'est, dès lors, pas étonnant que l'on ait quelquefois considéré ces épines comme des stipules.

Or une simple coupe transversale de l'une des épines montre qu'elle est purement parenchymateuse. Les cellules sont allongées dans le sens longitudinal, et aucun faisceau ne pénètre dans l'organe. Il m'est, par conséquent, impossible d'y

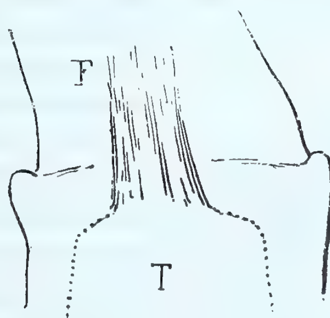


Fig. 42.

voir des stipules : ce sont de simples émergences, production du coussinet qui supporte la feuille.

Azima tetracantha. — *L'Azima tetracantha* possède une tige très régulièrement quadrangulaire à feuilles opposées. A la base de chaque feuille se trouvent deux épines qui occupent la place habituelle des stipules, et comme à chaque nœud s'attachent deux feuilles, il y a, par conséquent, quatre épines. C'est ce qui a fait donner à cette espèce le nom de *tetracantha*.

Si l'on étudie la marche des faisceaux dans le nœud, toujours au moyen de coupes successives, on voit se détacher du milieu des petits côtés du cylindre central rectangulaire deux gros faisceaux. Ce sont les faisceaux foliaires. Dans la figure 42 je ne représente qu'un seul de ces faisceaux foliaires. On le voit entrer tout entier dans la feuille F sans

émettre la moindre ramification, ni à droite ni à gauche : les épines qui accompagnent la feuille ne sont donc pas des dépendances de cette feuille et ne peuvent, par conséquent, pas être des stipules. — Un peu plus haut, on voit apparaître, de chaque côté du bourgeon axillaire, un mamelon : c'est la base de l'épine. Lorsque la section atteint la partie axile de l'épine, on voit se détacher du bourgeon axillaire un faisceau qui se bifurque, et dont les deux branches entrent dans l'épine (fig. 43).

Donc les épines de l'*Azima tetracantha* dépendent du bourgeon et non de la feuille. Reste à savoir si ces épines sont ou un rameau ou une feuille. Or il arrive quelquefois que les petites feuilles qui enveloppent le bourgeon et que l'on voit très nettement sur la figure 43 se développent elles-mêmes en épines, très réduites il est vrai, mais que l'étude microscopique fait apercevoir. Donc les feuilles du bourgeon peuvent se développer en épines.

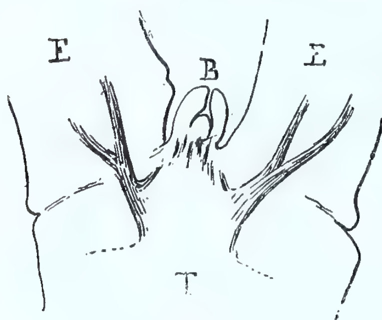


Fig. 43.

De plus, si les grandes épines étaient des rameaux, on devrait, ce me semble, voir au moins le rudiment de la feuille à l'aisselle de laquelle elles auraient pris naissance. C'est ce que je n'ai jamais pu voir. Donc, à mon avis, ces épines sont non pas des stipules, mais les deux premières feuilles du bourgeon axillaire.

8° ÉTUDE DES RUBIACÉES

1. Il y a dans cette famille certains genres, notamment les genres *Galium* et *Rubia*, qui possèdent des feuilles verticillées en nombre variable, non seulement d'une espèce à l'autre, mais même d'un verticille à l'autre sur le même individu. Or, parmi les appendices foliiformes d'un verticille, il en est qui portent un bourgeon à leur aisselle : on les regarde

comme de vraies feuilles ; les autres sont considérés comme des stipules. Cette détermination de la nature de l'appendice, basée sur la présence ou l'absence d'un bourgeon à son aisselle, peut être, avec raison, regardée comme suffisamment rigoureuse. Cependant il n'est pas inutile de montrer que l'anatomie est ici d'accord avec la morphologie. Ce sera une importante confirmation de la règle que j'ai essayé d'établir.

Prenons comme type le *Galium Cruciata*, dans lequel le nombre des feuilles ou stipules du verticille a une fixité que ne présentent pas toujours les autres *Galium*. Les arguments d'ordre morphologique montrent que chaque verticille se compose de deux vraies feuilles à bourgeon axillaire et de deux stipules. Admettons qu'il en soit ainsi, et voyons si, en appliquant la définition de la stipule à ce cas particulier, nous arriverons au même résultat.

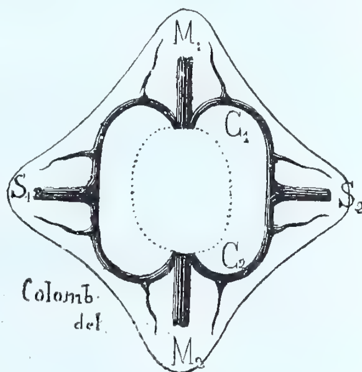


Fig. 44.

L'examen de la plante montre qu'à chaque nœud un faisceau M_1 (fig. 44) se détache du cylindre central pour aller dans la feuille. A peine dans l'écorce, ce faisceau émet de chaque côté une ramification C_1 qui va rejoindre la branche C_2 issue du faisceau M_2 de l'autre feuille. Il en résulte une *ceinture anastomotique* complète. Aux deux extrémités du diamètre de cette ceinture perpendiculaire au diamètre M_1 M_2, prennent naissance deux faisceaux S_1 et S_2 qui se rendent aux appendices correspondants. En vertu de la définition d'une stipule, ces appendices, ne recevant comme faisceaux que des dérivations de faisceaux foliaires, sont des stipules.

A quelques différences de détail près, la marche est la même dans les autres *Galium*, les *Rubia*, les *Asperula*, et probablement aussi dans beaucoup d'autres Rubiacées : dans

tous ces genres, les faisceaux stipulaires naissent de la ceinture d'anastomose circumnodale (1).

On n'a, pour s'en convaincre, qu'à étudier les nombreux exemples que cite Lestiboudois dans son ouvrage : *Phyllis nobla*, *Asperula odorata*, *Galium glaucum*, *Rubia tinctorum*, etc. Toutes ces espèces possèdent une ceinture anastomotique qui donne naissance aux faisceaux stipulaires. — Dans le *Phyllis nobla*, en particulier, les choses se passent comme dans le *Galium Cruciata*, avec cette différence que la stipule ne reçoit qu'un seul faisceau médian de très petites dimensions ; la stipule reste alors rudimentaire, ne prend pas l'apparence d'une feuille et se trouve, dès lors, nettement caractérisée comme stipule, même extérieurement et au premier coup d'œil.

Sur l'arc d'anastomose, il n'y a pas de raisons pour qu'en un point quelconque ne puisse naître un rameau vasculaire. C'est ainsi que l'on pourrait expliquer ce fait que le nombre des stipules est, sur une même plante, extrêmement variable.

Plusieurs de ces faisceaux peuvent se trouver réunis dans un même limbe, comme cela a lieu pour le *Galium Cruciata*. S'il arrive alors que ces faisceaux se séparent, au lieu d'un limbe, on en aura plusieurs et, par conséquent, plusieurs stipules.

C'est de cette façon qu'il faut comprendre ce que l'on entend généralement par le *dédoublement de la stipule* des Rubiacées.

Ce dédoublement ne s'effectue pas chez le *Galium Cruciata* qui ne possède jamais qu'une seule stipule de chaque côté. Mais chez d'autres espèces où les stipules sont en nombre variable d'un verticille à l'autre, on peut arriver à voir certains faisceaux marginaux soit de la feuille vraie, soit d'une stipule, *mais naissant toujours de l'arcade anastomotique*, s'isoler et devenir indépendants.

(1) La marche des faisceaux dans le nœud des *Galium*, *Rubia*, *Asperula*, etc., a été vue et figurée par Hanstein en 1857, et près de vingt ans avant lui par Lestiboudois (*Etudes sur l'anatomie et la physiologie des végétaux*, Lille, 1840, pl. XII et XIII).

Un exemple fera mieux comprendre ce que je veux dire.

En étudiant, en effet, la marche des faisceaux dans trois verticilles successifs d'un même rameau de *Galium aparine*, le premier verticille ayant deux feuilles et quatre stipules, le deuxième deux feuilles et cinq stipules, le troisième deux feuilles et six stipules (fig. 45), j'ai constaté que, lorsqu'un verticille a une stipule de plus qu'un autre, l'une des feuilles a un faisceau marginal de moins, et le faisceau marginal qui a disparu est précisément celui qui se trouvait du côté où s'est développée la stipule supplémentaire. Pour plus de clarté, examinons la figure 45 : I, II et III représentent les trois verticilles dont il est question plus haut. Dans le verticille I, l'une des feuilles a deux faisceaux marginaux *a* et *b*, l'autre feuille

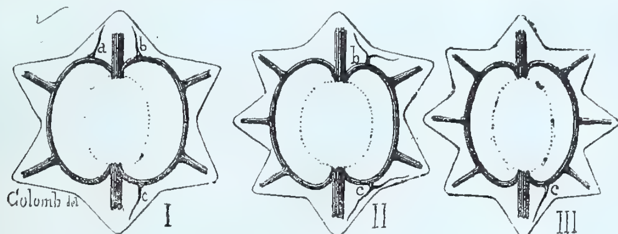


Fig. 45.

n'en a qu'un, *c*; le verticille II présente une stipule de plus que le verticille I, et cette stipule a, en se développant, attiré, en quelque sorte, à elle le faisceau marginal *a* le plus voisin pour en former sa nervure.

Il est naturel d'expliquer ainsi la disparition du faisceau *a*; car, dans cette même figure 45, II, les deux faisceaux marginaux restant *b* et *c*, se bifurquent et envoient une ramification dans la feuille et l'autre dans la stipule la plus voisine, indiquant ainsi qu'ils peuvent se rendre indifféremment soit dans la stipule, soit dans la feuille.

Enfin le verticille III nous montre la disparition des deux faisceaux *a* et *b* coïncidant avec l'apparition de deux stipules nouvelles.

Il y a donc lieu de conclure de là que si tous les faisceaux stipulaires naissent de la ceinture d'anastomose circum-

nodale, inversement tous les faisceaux issus de la ceinture, même ceux qui se distribuent aux bords marginaux des vraies feuilles, sont ou peuvent devenir, en s'isolant, des faisceaux stipulaires.

Je crois donc qu'il serait bon de donner à cette ceinture anastomotique un nom qui rappelle son rôle et de l'appeler *ceinture stipulaire*.

Lonicera caprifolium. — Appliquons ces résultats au Chèvrefeuille.

Personne n'a, je crois, signalé de ceinture stipulaire dans le Chèvrefeuille. Cela tient probablement à ce que, dans cette plante, elle ne se développe que très tardivement.

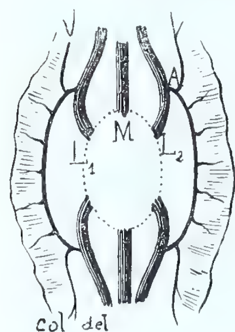


Fig. 46.

On sait que les feuilles jeunes du Chèvrefeuille sont simplement opposées et qu'elles ne deviennent connées qu'en vieillissant. Les coupes successives dans un nœud jeune (fig. 46) montrent que chaque feuille reçoit deux faisceaux foliaires, un médian M et deux latéraux L_1 et L_2; chaque faisceau L émet latéralement une ramification récurrente de très faibles dimensions et qui semble l'amorce de ce que, chez les *Galium*, nous avons nommé la ceinture stipulaire; mais, si le nœud est âgé et les feuilles connées, la ceinture stipulaire apparaît complète, distribuant un certain nombre de faisceaux au parenchyme réunissant les deux feuilles.

Or la ceinture stipulaire du Chèvrefeuille est trop semblable à la ceinture des *Galium* pour qu'il ne soit pas rationnel d'étendre à l'une ce qui a été démontré pour l'autre. Tous les faisceaux issus de la ceinture du Chèvrefeuille sont donc des faisceaux stipulaires. Il en résulte que le parenchyme d'union des deux feuilles opposées du Chèvrefeuille est constitué par des stipules à développement tardif, soudées entre elles et avec les bords des deux feuilles.

Centranthus Ruber. — Que dans la figure 46 on supprime tous les faisceaux stipulaires, sauf les quatre qui se détachent de la ceinture stipulaire tout près des foliaires latéraux et remontent dans le pétiole, on aura très exactement la figure du *Centranthus*. Dans cette plante, la lame stipulaire n'existe pas, ou mieux se réduit aux bords marginaux du pétiole.

9° LES SAMBUCÉES

Souvent les *Sambucus* présentent entre leurs feuilles opposées et de chaque côté du nœud deux petites stipules glandulaires (*S. nigra*, *S. californica*, *S. laciniata*). Le *Sambucus*

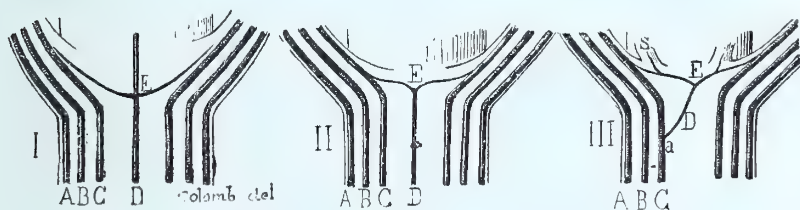


Fig. 47.

Ebulus même possède huit petites stipules foliaires, quatre de chaque côté.

Il est donc probable à priori qu'il existe là, comme dans le Chèvrefeuille, comme dans les *Galium*, comme dans les *Centranthus*, toutes plantes très voisines des *Sambucus*, une ceinture stipulaire.

Le profil I de la figure 47 est dessiné d'après la figure donnée par Lestiboudois. La ceinture stipulaire qui réunit les faisceaux foliaires externes des deux feuilles opposées s'anastomose au point E avec le faisceau D appartenant au cylindre central. C'est inexact. Hanstein donne une autre figure (fig. 47, II) plus près de la vérité et qui est relative au *S. Ebulus*. Pour lui, le faisceau D ne continue pas au-dessus du point E.

J'ai observé le *Sambucus nigra*, le *S. californica* et le *S. Ebulus*, et j'ai vu que partout le faisceau D existe en effet, mais n'appartient nullement au cylindre central ; c'est un faisceau

détaché du faisceau foliaire extrême C de l'*une* des feuilles, qui se bifurque (fig. 47, III) de façon à donner deux anastomoses avec les faisceaux C. C'est de la ceinture produite par la bifurcation du faisceau D que, dans tous les cas, partent les faisceaux stipulaires, même lorsque ce sont des nectaires qui occupent la place des stipules. Ces nectaires sont anatomiquement, par l'origine de leurs vaisseaux, de véritables stipules.

Ces quelques exemples suffisent pour montrer que la définition que j'ai établie en commençant a un incontestable caractère de généralité.

CONCLUSIONS

Il est facile de résumer en quelques lignes les faits que j'ai exposés dans ce travail et les quelques conséquences qui en découlent.

Lorsqu'une feuille est engainante, la gaine peut se prolonger en une ligule située au-dessus du point d'insertion du limbe sur la gaine.

On peut reconnaître dans cette ligule trois régions :

1° Les *régions latérales*, dans lesquelles les faisceaux marginaux de la gaine se prolongent purement et simplement. Ces régions n'existent naturellement pas, si *tous* les faisceaux de gaine entrent dans la feuille.

2° Les *régions stipulaires*, dont les faisceaux proviennent d'un dédoublement du dernier faisceau de la gaine entrant dans la feuille.

3° La *région axillaire*, qui réunit les deux régions stipulaires, lame le plus souvent parenchymateuse, mais qui peut recevoir des faisceaux provenant du dédoublement interne des faisceaux de la gaine qui deviennent pétiolaires.

La gaine peut se réduire jusqu'à devenir nulle sans que, pour cela, la ligule disparaisse.

1° Si alors la ligule est complète avec ses trois régions, je lui donne le nom de *ligule axillaire*.

2° Si les régions stipulaires et axillaires persistent seules, les régions engainantes ayant disparu, on a une *stipule axillaire*.

3° Si enfin la région axillaire se divise suivant sa longueur en deux moitiés l'une droite, l'autre gauche (ce qui n'est pas extraordinaire, étant donnée sa nature purement parenchymateuse), les régions stipulaires existent seules à la base du pétiole, et l'on a alors des stipules proprement dites.

Les stipules et la ligule sont donc des organes de même

nature, entre lesquels il est possible de retrouver tous les passages, la stipule étant une portion de ligule axillaire.

Lorsque enfin on étudie la façon dont naissent les faisceaux de la stipule, on arrive à définir cet organe : *un appendice, inséré sur la tige, à la base de la feuille, et dont tous les faisceaux proviennent exclusivement des faisceaux foliaires correspondants.*

C'est à MM. les professeurs du Muséum qui m'ont fourni des moyens de travail, et, en particulier, à M. Van Tieghem qui a bien voulu m'admettre dans son laboratoire, que je dois d'avoir pu mener cette Étude à bonne fin. Qu'il me soit permis de leur adresser ici mes plus sincères remerciements et l'expression de ma vive reconnaissance.

SUR L'AMIDON ET LES LEUCITES

Par M. F.-W. SCHIMPER.

Dans un travail récent (1), M. E. Belzung s'efforce de renverser l'opinion régnante sur la formation des leucites et de l'amidon, opinion fondée sur les recherches que j'ai publiées à plusieurs reprises depuis 1880, ainsi que sur celles de MM. Schmitz et Arth. Meyer (2).

M. Belzung ne me paraît pas avoir fait une étude très approfondie des travaux de ses prédécesseurs ; la façon dont il en rend compte donne une idée tout à fait fausse de leurs observations et des conclusions qu'ils en ont tirées. Le but de ce petit travail sera donc, en premier lieu, de rétablir les faits et les vues théoriques auxquels ils nous ont amené. D'autre part, nous nous proposons de montrer dans quelles erreurs est tombé M. Belzung, observateur de bonne volonté, sans doute, mais n'ayant pas une notion suffisante des méthodes de la biologie cellulaire et des difficultés inhérentes à ce genre de recherches.

M. Belzung cherche à démontrer : 1° qu'il n'est point prouvé que l'amidon soit formé par des leucites ; 2° que les grains d'amidon peuvent se transformer, sans le concours du protoplasma, en granules verts ressemblant à des chloroleucites, mais composés d'un squelette d'amidon imprégné de pigment (chloramylites) ; 3° que les leucites peuvent se former librement dans le protoplasma.

(1) Belzung, *Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle* (*Ann. des sc. nat.*, 7e série, Bot., t. V, p. 179, 1887).

(2) Schimper, *Botanische Zeitung*, 1880, 1881, 1883 ; *Pringsheim's Jahrbücher*, vol. XVI, 1885. — Arth. Meyer, *Das Chlorophyllkorn*, Leipzig, 1883. — F. Schmitz, *Die Chromatophoren der Algen*, Bonn, 1882.

Ces conclusions sont en contradiction directe avec les miennes et celles des autres observateurs qui se sont occupés récemment du sujet.

I

Commençons par la formation des grains d'amidon.

Les grains d'amidon sont, d'après mes observations, toujours formés par des leucites, et naissent soit à leur intérieur, soit à leur périphérie.

I. *Lorsque les grains d'amidon naissent à la périphérie du leucite, ils ne croissent que dans la région en contact avec celui-ci.* — Si le leucite n'était pour rien dans la formation de l'amidon, ainsi que le soutient M. Belzung, ce ne serait pas à la surface en contact avec le leucite, mais à la surface libre que se déposeraient de nouvelles couches.

M. Belzung oppose, à cet argument irréfutable, trois objections : 1° Chez le *Dieffenbachia Seguine*, ce serait le côté opposé au leucite qui s'accroîtrait le plus. Mes observations ne sont pas d'accord avec celles de M. Belzung, ainsi que le montre la figure 13 (*Bot. Zeit.*, 1880, pl. XIII). Admettons, cependant, que dans le pied étudié par M. Belzung l'extrémité renfermant le hile ait été plus grosse que celle en contact avec le leucite, on ne pourrait point cependant en conclure que celui-ci ne soit pas le générateur du grain. En premier lieu, M. Belzung convient que l'extrémité renfermant le hile est opposée au leucite, l'accroissement en longueur se fait donc en contact avec celui-ci. L'inégale grosseur des deux extrémités peut être attribuée à différentes causes. Ainsi, il est possible que le leucite ait diminué de grosseur et que, par conséquent, la surface amylogène ait produit des couches d'amidon d'un diamètre plus petit ; il est facile de comprendre que, dans e cas, le grain d'amidon prendrait la forme d'une massue dont l'extrémité amincie serait en contact avec le leucite. Enfin, il ne faut pas oublier que le grain d'amidon et son leucite sont entourés d'une

membrane protoplasmique très dense (le *Plasmasäckchen* de Hanstein); une solution d'amidon, sécrétée par le leucite, pourrait, par conséquent, se répandre par capillarité sur toute la surface du grain, qui, dans ce cas aussi, prendrait la forme d'une massue.

2° (Seconde objection de M. Belzung). Le leucite peut disparaître, à une certaine phase du développement, sans que le grain d'amidon cesse de grandir (*Phajus*). Dans ce cas, comme dans bien d'autres, les leucites ont échappé aux investigations de M. Belzung, qui a négligé de se servir des réactifs colorants indiqués en pareil cas. Je reviendrai tout à l'heure sur la formation de l'amidon dans le *Phajus*.

3° (Troisième objection). Dans la Pomme de terre, il y a formation de grains d'amidon excentriques. Nous verrons plus loin que, dans la Pomme de terre comme partout ailleurs, les grains d'amidon sont produits par des leucites.

II. *Les grains d'amidon qui se forment à l'intérieur des leucites gardent une structure concentrique, puisqu'ils sont entourés de tous côtés par le plasma amylogène.* — Dans ce cas aussi, les leucites ne seraient, d'après M. Belzung, pour rien dans la formation de l'amidon. On pourrait dire avec autant de raison que la Poule n'est pour rien dans l'œuf qu'elle pond. Si l'amidon n'est pas formé par le leucite dans lequel il naît et croît, il faudrait nous expliquer pourquoi l'amidon ne se forme pas tout bonnement dans le cytoplasme ou le suc cellulaire.

III. M. Belzung passe sous silence quelques-uns des faits qui montrent avec le plus d'évidence la réalité de ma manière de voir. Ce sont, notamment, les curieux phénomènes produits *lorsqu'un grain d'amidon excentrique arrive au contact d'un second leucite*, ainsi qu'on peut l'observer facilement chez le *Dieffenbachia Seguine*, quelquefois aussi chez le *Phajus*, les *Canna* et les *Iris* à rhizome féculent.

Il se forme alors, au contact du second leucite, une protubérance à la surface du grain d'amidon. De pareils grains ont été aussi figurés par Crüger (*Bot. Zeit.*, 1854, Taf. II, fig. 8).

IV. M. Belzung serait probablement arrivé à des résultats tout différents, s'il avait étudié la formation des grains d'amidon chez le *Phajus*, en se servant pour cette investigation des meilleures méthodes. Le développement de l'amidon dans les pseudo-bulbes et dans les racines des *Phajus* présente la confirmation la plus éclatante de mes vues sur la formation de cet hydrocarbure. Supposons, en effet, qu'un grain d'amidon naisse à la surface d'un leucite de forme allongée ; il est évident que si celui-ci en est réellement le générateur, le grain d'amidon prendra une forme aplatie parallèlement à l'axe du leucite. Ce cas est réalisé dans le *Phajus grandifolius*, les *Acanthephippium*, les *Canna* et différentes Zingibéracées. La forme du leucite est due à un cristalloïde (1) ; celui-ci a la forme d'un prisme ou d'une aiguille, et est recouvert d'un côté par le plasma du leucite, lequel, par conséquent, est également allongé. Il est absolument impossible d'expliquer cette influence de la forme du leucite sur celle du grain d'amidon, sans admettre que celui-ci est formé par celui-là.

II

Passons à la formation libre des grains d'amidon et à leur transformation en grains de chlorophylle (chloramylites) dans la Pomme de terre, c'est-à-dire à celles des observations de M. Belzung qui lui semblent les plus concluantes pour sa manière de voir.

M. Belzung a cherché en vain dans la Pomme de terre les leucites que j'ai décrits et figurés dans mes différents travaux. Malheureusement pour mon honorable contradicteur, je

(1) Il n'est point vrai, ainsi que le prétend M. Belzung, que M. Arthur Meyer ait démontré le premier la présence des cristalloïdes dans les leucites des *Phajus;* j'ai été le premier à la faire connaître (*Bot. Centralbl.*, 1882). Ce que M. Belzung dit de mon opinion au sujet du cristalloïde et de sa transformation en protoplasma n'est pas exact ; j'admets simplement que le cristalloïde sert à la régénération du leucite.

ne suis point seul à avoir observé ces leucites et leurs relations avec l'amidon; M. Belzung est, au contraire, à ce que je crois, seul à ne pas les avoir trouvés.

Rien n'est plus facile, en effet, que de se convaincre de l'inexactitude des assertions de M. Belzung. N'importe quelle Pomme de terre pourra servir à l'observation. C'est dans les couches périphériques que les leucites sont le plus faciles à voir. *Les cellules situées immédiatement au-dessous du périderme ne contiennent pas d'amidon, mais un grand nombre de leucites agglomérés autour du noyau. Un peu plus bas, on trouvera des leucites absolument semblables, mais pourvus d'un grain d'amidon fort petit; celui-ci est situé vers la périphérie du leucite, mais partiellement recouvert par lui, ainsi qu'on peut le reconnaître à l'aide des réactifs. A mesure que l'on s'éloigne du périderme, les grains d'amidon deviennent plus gros; on en distingue les couches et le hile; celui-ci est, comme toujours en pareil cas, situé à l'extrémité opposée au leucite.*

A la distance de quelques millimètres du périderme, l'observation commence à présenter quelque difficulté, les grains d'amidon devenant plus gros et plus nombreux et les cellules plus grandes; or on sait que les leucites incolores (*Stärkebildner*) ne peuvent être observés à l'état vivant que dans des cellules intactes. La Pomme de terre se prête moins bien que d'autres plantes à l'emploi des réactifs colorants, son protoplasma devenant facilement, lorsqu'on le durcit, très granuleux et presque opaque. Il faut s'armer de patience et chercher; on observera encore facilement les leucites dans les cellules voisines des faisceaux fibro-vasculaires, où les grains d'amidon ne possèdent que d'assez petites dimensions. On trouvera cependant aussi, dans le parenchyme riche en fécule de la moelle, des grains d'amidon un peu isolés et se présentant de profil; on y verra toujours le leucite, à condition bien entendu que la cellule soit vivante et intacte, et que le grain d'amidon ne soit pas trop gros, car dans ce dernier cas, le leucite est aplati et visible seulement avec des

matières colorantes, dont l'emploi, dans la Pomme de terre, est, comme je l'ai déjà dit, difficile.

Dans de très petites Pommes de terre en voie de formation, il est un peu plus difficile d'observer les leucites, qui sont plus petits, tandis que le cytoplasme est plus dense. On les reconnaîtra facilement dans les cellules périphériques, à l'aide d'un bon objectif à immersion homogène, et aussi, avec quelque patience, dans celles des cellules de la moelle qui ne sont pas trop gorgées d'amidon. L'emploi des réactifs colorants est ici, malheureusement, encore plus difficile que dans la Pomme de terre adulte, de sorte qu'il ne serait point permis de conclure à l'absence de leucites, si ceux-ci n'étaient pas visibles ; nous avons vu qu'ils sont, quoique petits, fort reconnaissables.

Ceci posé, nous arrivons aux « chloramylites ». Ces singuliers corpuscules, inconnus jusqu'à présent à la science, seraient composés, non d'une base albuminoïde, mais d'un squelette de grain d'amidon coloré en vert. Nous voici en pleine fantaisie. M. Belzung nous parle de squelettes d'amidon comparables à ceux que l'on obtient après l'emploi des acides ou de la salive, mais il a négligé de comparer ses chloramylites avec les squelettes obtenus artificiellement d'une part, et les véritables chloroleucites de l'autre. S'il s'était servi dans ses recherches d'autres réactifs que de l'iode, le seul dont l'usage lui paraisse connu, il se serait bientôt aperçu que le squelette des « chloramylites » est absolument semblable dans ses réactions au stroma plasmique des chloroleucites ordinaires, et se compose, comme ceux-ci, de matières albuminoïdes, tandis qu'il ne ressemble en rien aux squelettes d'amidon.

Le stroma plasmique des chloroleucites est, en effet, caractérisé par son affinité spéciale pour le violet de méthyle et le violet de gentiane; en traitant avec une solution aqueuse *très diluée* de l'un ou de l'autre de ces réactifs, on verra les « chloramylites », préalablement durcis et décolorés par l'alcool, prendre, au bout de quelques heures, — la durée dépend de la concentration de la solution, — une couleur violette

intense, tandis que le cytoplasme et les grains d'amidon sont restés presque incolores. Les chloroleucites, ceux de la Pomme de terre comme les autres, absorbent avec avidité aussi, dans les mêmes conditions, le bleu d'aniline, l'hématoxyline (de Bœhmer), l'hématéine ammoniaquée, etc., tandis que les matières colorantes qui ne sont pas absorbées par les chloroleucites en général (carmin, vert de méthyle, etc.), ne le sont pas non plus par les « chloramylites » de la Pomme de terre. Nous ne trouvons, par contre, rien de pareil dans les squelettes d'amidon. *Les réactions montrent que la base du chloroleucite est, dans la Pomme de terre, tout à fait identique à celle des chloroleucites ordinaires.* Un examen attentif, à l'aide d'un puissant objectif à immersion homogène, de la structure des « chloramylites » de la Pomme de terre, nous montrera que celle-ci est absolument identique à celle des chloroleucites ordinaires. *Nous retrouvons le stroma albuminoïde incolore, ou peu coloré, creusé de nombreuses vacuoles remplies de pigment vert.*

Nous voilà déjà bien loin du squelette d'amidon imbibé de matière verte. Mais M. Belzung ne s'est pas contenté de négliger l'étude de la structure et des réactions des « chloramylites »; il a jugé inutile d'étudier le mode de leur formation. Rien n'est, en réalité, plus facile que de suivre les modifications que subissent les leucites incolores de la Pomme de terre, avant leur transformation en grains de chlorophylle parfaits. C'est dans les couches périphériques du tubercule, ainsi que le dit fort bien M. Belzung, que l'observation est le plus facile.

Les leucites sans amidon, situés immédiatement au-dessous du périderme, verdissent, mais restent assez petits; ces chloramylites-là n'ont rien à voir avec l'amidon. Les leucites amylifères prennent un développement plus considérable, et le grain d'amidon se dissout totalement ou en partie. Il en est toujours de même lorsqu'un leucite amylifère incolore se transforme en chloroleucite; cette dissolution de l'amidon montre simplement qu'un carbure d'hydrogène est nécessaire

pour la formation des matières albuminoïdes, ou pour celle du pigment, ou pour l'une et l'autre. Le stroma plasmique des chloroleucites est toujours beaucoup plus développé que celui des leucites incolores et des chromoleucites; la transformation de ceux-ci en ceux-là est donc accompagnée de la formation d'albumine. Là où il n'y a pas d'amidon, il y a d'autres substances hydrocarburées, sucre ou inuline; c'est évidemment aux dépens de cette dernière que se fait, à la lumière, la transformation des petits leucites incolores des tubercules de Dahlia en chloroleucites.

Les chloroleucites, nés dans la Pomme de terre de leucites à petits grains d'amidon, ne sont plus amylifères. D'après M. Belzung, ils seraient incapables d'assimiler, de former de l'amidon autonome. Rien n'est plus facile que de se convaincre du contraire. Il suffit, pour cela, de laisser la Pomme de terre verdir à la lumière pendant une dizaine de jours encore; *on trouvera alors les chloroleucites de la périphérie pourvu de petits grains d'amidon.*

On ne conçoit pas un squelette d'amidon qui assimile; on n'admettra pas davantage qu'il se multiplie par division. Or il est en réalité facile de se convaincre que *les chloroleucites de la Pomme de terre se divisent et se multiplient*, tout comme les leucites ordinaires. On trouve dans les cellules tous les stades de la division.

Lorsque les grains d'amidon sont gros, ils ne sont dissous qu'en partie, et le leucite, qui augmente de volume pendant le verdissement, les recouvre plus ou moins complètement. Ces chloroleucites à gros grains d'amidon présentent d'une façon très nette la structure spongieuse dont il a été question plus haut.

Toutes ces observations sont si faciles à faire qu'il est inutile d'y insister davantage. Signalons seulement quelques autres plantes où l'étude du verdissement du leucite présente de l'intérêt. On étudiera, par exemple, les pseudo-bulbes du *Phajus grandifolius,* où le stroma, limité dans le leucite à l'un des côtés du cristalloïde, déborde pendant le verdissement

et finit, la plupart du temps, par l'envelopper entièrement; nous avons là quelque chose d'analogue à ce qui se passe dans la Pomme de terre, sauf que dans celle-ci c'est le grain d'amidon, et non le cristalloïde, qui est enveloppé par le leucite. M. Belzung serait sans doute tenté de voir dans ces phénomènes la formation d'un « chlorocristallite ». Signalons encore les rhizomes de *Canna*, qui présentent, au point de vue des leucites, beaucoup d'analogie avec le *Phajus*, mais où les aiguilles cristallines sont fort ténues, enfin les rhizomes d'*Iris florentina*, *germanica*, etc., où les gros leucites, gorgés de granules réfringents, n'échapperont à personne.

III

M. Belzung consacre une grande partie de son travail à l'étude de la *formation des leucites et de l'amidon dans les graines;* là aussi il arrive à des résultats tout différents des miens.

D'après mes recherches, la cellule-œuf reçoit de la plante mère un certain nombre de leucites, toujours incolores, qui sont l'origine de tous les leucites de la plante fille. Ils verdissent très souvent dans le jeune embryon et forment de l'amidon, qui peut disparaître avant la maturité de la graine (Lupin, etc.) ou constituer la réserve amylacée de celle-ci (graines à embryon farineux, par exemple : Pois, Haricot, etc.). Les leucites présentent quelquefois encore dans la graine même une coloration verte très distincte (*Geranium sibiricum*, *nemorosum*, etc.) ; d'autres fois, ils deviennent jaunâtres (Pois, Crucifères, Lupin, Lin, etc.) ou incolores (cas très fréquent) ; à la germination, les leucites décolorés redeviennent souvent verts et reprennent leur activité. L'albumen contient, comme l'embryon, des leucites provenant de la plante mère et pouvant former de l'amidon.

M. Belzung prétend, au contraire, que pendant la période de formation de la graine, l'embryon et l'albumen sont le

siège d'une formation libre d'amidon, pour laquelle on ne saurait invoquer l'action des leucites. Il convient cependant avoir observé dans le Pois des faits conformes à ma manière de voir.

Cette divergence d'opinion provient uniquement de ce que M. Belzung n'a pas su voir les leucites incolores, et il n'est pas étonnant qu'il ne les ait pas vus, ne les ayant point cherchés. Si un observateur concluait à l'absence du noyau dans une cellule qu'il n'aurait étudiée qu'à l'état vivant, personne ne le prendrait au sérieux. La technique microscopique permet de reconnaître le noyau dans une foule de cas où il n'est pas visible dans la cellule vivante, ou simplement durcie par l'alcool, ou colorée avec de l'iode; pareille assertion n'aura donc aucune valeur, tant que tous les moyens offerts par la technique n'auront pas été employés. Il en est de même des leucites incolores, qui sont souvent fort délicats, peu différents par leur réfringence du protoplasma ambiant et, par conséquent, difficiles à voir, surtout lorsque celui-ci est dense ou granuleux. L'eau iodée, c'est-à-dire une solution alcoolique d'iode très étendue d'eau, rend souvent de bons services, surtout quand la cellule est pauvre en amidon. Dans d'autres cas, on durcira par l'alcool et l'on colorera avec du violet de méthyle ou du violet de gentiane, réactifs qui sont absorbés en plus grande quantité par le leucite que par le cytoplasme; pour obtenir de bons résultats, il faut les employer en solution extrêmement diluée. On pourra essayer aussi de la coloration à l'hématéine ammoniacale; pour cela, on durcira avec de l'acide picrique concentré, on lavera à grande eau souvent renouvelée pendant deux ou trois jours, en dernier lieu avec de l'eau débarrassée par cuisson de son acide carbonique, et l'on passera les préparations pendant quelques heures dans le réactif coloré, préparé en insufflant un peu de gaz ammoniacal dans de l'eau cuite contenant de l'hématoxyline. Enfin, on s'est servi dans ces derniers temps, avec succès, d'acide formique et de chlorure d'or (voy., au sujet de cette dernière méthode, Ed. Strasburger, *Das botanische Practicum*, Ed. II).

Tant que M. Belzung n'aura pas usé de toutes les ressources de la technique moderne pour démontrer l'absence des leucites, ses conclusions seront, pour toute personne compétente, nulles et non avenues. Quant à M. A. Meyer et à moi, nous avons trouvé les leucites partout où nous avons étudié la formation de l'amidon, et nos observations, ainsi que celles d'autres auteurs, se sont étendues à un si grand nombre d'espèces, que nous devons conclure à l'absence de naissance libre de cet hydrocarbure.

M. Belzung croit avoir observé dans la tigelle jeune du Haricot un protoplasme vert, non différencié en leucites; c'est là une erreur, due, sans doute, à ce qu'il n'avait pas à sa disposition un bon objectif à immersion homogène. Il est vrai que M. Belzung s'est servi, pour mettre en évidence la structure des cellules, de la solution aqueuse d'iode et de *chloroiodure de zinc*. Je ne comprends pas qu'il n'ait pas songé à l'acide sulfurique concentré.

Que dire d'assertions pareilles à celles-ci : « Quoi qu'il en soit, c'est dans ces chloroleucites (ceux du Pois) que se déposent les grains d'amidon, aussi bien ceux qui constitueront la réserve des cotylédons que ceux plus petits qui se trouveront dans l'axe de la graine complètement développée. Toutefois, *je suis convaincu* qu'au sommet de la radicule ou de la tigelle en voie de croissance, des granules amylacés, en forme de baguettes, naissent directement dans le protoplasma, sans l'intermédiaire d'aucun des leucites dont je viens de parler. *La densité du contenu cellulaire rend ici très difficile l'étude intime de l'origine des corps figurés.* » M. Belzung me reproche de me payer de mots...

Les leucites contenus dans l'embryon disparaissent, d'après M. Belzung, lorsque la graine approche de sa maturité. Les grains d'amidon sont, d'après lui, partiellement dissous. Il reste un squelette, un « amylite », jaunissant par l'iode, qui pourrait, à la germination, devenir le siège d'une formation d'amidon ou se transformer en chloramylite. Si M. Belzung s'était donné la peine de comparer les propriétés de ses amy-

lites à celles des squelettes d'amidon, d'une part, et des leucites de l'autre, il aurait trouvé qu'ils diffèrent absolument des premiers, tandis qu'ils sont absolument identiques aux derniers. L'étude du développement l'aurait amené au même résultat, et il aurait reconnu que son amylite formant de l'amidon, phénomène au moins bizarre, n'est autre qu'un leucite dans l'exercice de ses fonctions. Il ne se serait pas vu non plus obligé d'admettre que des squelettes d'amidon peuvent se multiplier par division; M. Belzung, qui semble s'être douté de la difficulté, prétend, il est vrai, qu'ils se divisent moins souvent que les chloroleucites véritables...

IV

Je crois avoir démontré suffisamment que l'étude des graines n'a guère mieux réussi à M. Belzung que celle de la Pomme de terre. Je passe à un sujet tout différent, la *formation de l'amidon chez les Floridées*, qui serait, d'après mon adversaire, absolument incompatible avec ma manière de voir.

Il est parfaitement vrai que les granules appelés « amidon de Floridées » naissent dans le cytoplasme, indépendamment des leucites; mais cet « amidon » n'a, avec l'amidon ordinaire, de commun que le nom. La couleur brune qu'il prend dans l'iode, dès son apparition, le gonflement dans l'iodure de potassium ioduré, etc., nous montrent que nous avons affaire à une substance différente de l'amidon ordinaire, et même de cet amidon rougissant par l'iode, provenant de la transformation partielle du grain en dextrine, que M. Art. Meyer a étudié récemment. L'amidon des Floridées n'a, au point de vue chimique, peut-être pas plus de rapport avec le véritable amidon qu'avec le sucre ou l'inuline. Il en est de même des grains de paramylon, formés, indépendamment des leucites, chez les Euglènes, et ne présentant aucune coloration avec l'iode. On ne peut tirer de ces faits qu'une seule conclusion, tout à fait conforme à ma manière de voir : *les hydro-*

carbures formés par le cytoplasme ne sont jamais de l'amidon, même lorsqu'ils sont figurés.

Je crois avoir suffisamment démontré que les observations de M. Belzung ne modifieront en rien les résultats des recherches de ses prédécesseurs. D'autre part, les indications que je viens de donner sur les méthodes à suivre en ce genre de recherches pourront permettre aux botanistes compétents de se convaincre *de visu* des erreurs contenues dans le travail que je viens de critiquer.

Il ne me reste plus qu'un devoir agréable à remplir, c'est de remercier M. Van Tieghem d'avoir bien voulu publier dans ces *Annales* ma réponse aux attaques de M. Belzung.

RECHERCHES

SUR LES

ORGANES D'ABSORPTION DES PLANTES PARASITES

(RHINANTHÉES ET SANTALACÉES)

Par M. LECLERC DU SABLON

INTRODUCTION

Parmi les végétaux phanérogames parasites sur d'autres plantes, les uns ont un système de racines très réduit et semblent être implantés sur leur hôte par la base de leur tige. C'est le cas du Gui, du Cytinet, des Orobanches. D'autres, comme les Cuscutes, sont complètement dépourvus de racines à l'état adulte ; ils s'enroulent autour de leur hôte, dont ils perforent la tige et les feuilles avec de petits suçoirs. Le parasitisme de ces diverses plantes a toujours été connu, car les rapports entre le parasite et son hôte apparaissent à l'observateur le moins attentif.

Il n'en est pas de même des Rhinanthées et des Santalacées, que rien, au premier abord, ne distingue des plantes ordinaires. Leurs tiges et leurs feuilles sont vertes ; leurs racines sont nombreuses et bien développées. Aussi a-t-on ignoré pendant longtemps que ces plantes fussent parasites. Ce n'est qu'en 1847 que W. Mitten (1) découvrit que certaines radicelles du *Thesium linophyllum* adhéraient aux racines des plantes voisines par de petits renflements. En faisant une coupe dans un de ces renflements, il reconnut que les tissus du *Thesium*

(1) *Annales des sciences naturelles*, Bot., 3e série, t. VII, p. 127.

avaient pénétré dans les racines de la plante hospitalière et pouvaient ainsi aspirer les sucs qu'elle contenait. Le parasitisme du *Thesium* était ainsi établi.

Quelque temps après, Decaisne, voyant la difficulté avec laquelle les Rhinanthées se laissent cultiver, se demanda si ces plantes n'étaient pas parasites (1). En examinant les racines, il reconnut l'existence de petits renflements analogues à ceux qui avaient été signalés sur le *Thesium*. Ces renflements adhéraient aux racines des plantes voisines et jouaient le rôle de suçoirs. Quoique les Graminées soient les hôtes favoris des Rhinanthées, Decaisne a reconnu que les racines d'Ombellifères, de Composées et de diverses autres familles de Dicotylédones peuvent être également attaquées.

En 1858, M. Planchon (2) étendit à l'*Osyris alba* la découverte de Mitten sur le *Thesium*: les suçoirs étant bien moins nombreux sur les racines d'*Osyris*, on comprend qu'ils aient échappé plus longtemps à l'attention des observateurs.

Le parasitisme des Rhinanthées et des Santalacées étant découvert, l'étude de leurs suçoirs devait tenter les anatomistes. M. Chatin (3) a consacré douze fascicules de son *Anatomie comparée* à l'étude des plantes parasites; il a indiqué la répartition des tissus dans les suçoirs de nombreuses espèces. En 1861, M. Pitra (4) a repris l'étude anatomique des suçoirs de plusieurs espèces, et notamment de ceux du *Thesium*; les résultats qu'il a obtenus ne diffèrent pas d'une façon essentielle de ceux de M. Chatin. Enfin, en 1868, M. de Solms-Laubach (5) a publié un travail très étendu sur les Phanérogames parasites. Pour tous les détails anatomiques

(1) *Sur le parasitisme des Rhinanthacées* (*Annales des sc. nat.*, 3e série, t. VII, p. 5, 1847).

(2) *Sur le parasitisme de l'Osyris alba* (*Bull. de la Soc. bot.*, 1858, p. 289).

(3) *Anatomie comparée*, 1858, Paris.

(4) *Ueber die Anfheftungsweise einiger phanerogamen Parasiten an ihre Nährpflanzen* (*Bot. Zeit.*, 1861, p. 59).

(5) *Ueber den Bau und Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen* (*Jahrbücher für wissenschafliche Botanik*, t. VII, p. 509).

que je ne donnerai pas dans ce mémoire, on pourra se reporter à la publication de M. de Solms-Laubach, où l'on trouvera de très nombreux renseignements. Mais, comme ses prédécesseurs, ce savant n'a pas précisé les différentes régions de la racine qui porte le suçoir. De là un certain vague dans les descriptions, et surtout dans l'étude du développement qui n'est qu'ébauchée par M. de Solms-Laubach.

En reprenant l'étude des organes d'absorption chez les Rhinanthées et les Santalacées, je me suis proposé de préciser l'anatomie de ces organes, de décrire certaines particularités de leur structure qui n'étaient pas connues, enfin et surtout d'en suivre le développement. Je commencerai par décrire la formation des suçoirs; il en résultera naturellement la connaissance de leur structure. Il sera facile ensuite, en comparant le développement d'un suçoir à celui d'une racine, de déterminer la nature morphologique du suçoir, l'étude de l'organe tout formé étant insuffisante pour résoudre cette question. Enfin, en comparant les organes d'absorption des Rhinanthées et des Santalacées avec ceux des plantes non parasites, je montrerai que ces deux familles atteignent des degrés différents de parasitisme.

I

Structure et développement des suçoirs.

1° RHINANTHÉES

Melampyrum pratense. — L'existence des suçoirs des Mélampyres est très facile à constater; il suffit, pour en voir un grand nombre, d'examiner les racines d'un pied quelconque. Si l'on opère avec quelques précautions, on voit que tous les suçoirs ne sont pas fixés à une plante hospitalière; quelques-uns, et dans beaucoup de cas le plus grand nombre, sont attachés à des morceaux de bois en décomposition, ou simple-

ment à une parcelle d'humus très riche en matières organiques. Il m'est même arrivé d'examiner certains pieds de Mélampyre assez jeunes, dont aucun suçoir n'était en rapport avec une plante vivante.

Le Mélampyre n'est donc pas seulement parasite, mais encore saprophyte. Le nombre des modes de nutrition de cette plante est ainsi porté à trois : les sucs nutritifs peuvent être absorbés par les racines comme dans le cas normal, ou bien puisés par les suçoirs, soit dans des plantes vivantes, soit dans des plantes mortes.

Étudions le développement du suçoir. La cause première de la formation de cet organe paraît être le contact d'un corps renfermant des matières nutritives utiles à la plante. En déracinant avec soin quelques pieds de Mélampyre peu âgés, on a des suçoirs à tous les états de développement. Dans l'état le plus jeune, alors que la présence de l'organe absorbant n'est révélée que par une légère protubérance, la structure est très simple. En faisant des coupes perpendiculaires à la racine, on voit que le mamelon qui a appelé notre attention n'est formé que par un renflement de l'écorce (fig. 1) ; le cylindre central de la racine n'est en rien modifié. Dans la partie renflée de l'écorce, les cellules des deux assises qui constituaient le parenchyme cortical se sont allongées radialement, puis divisées par des cloisons de directions variables. Les cellules de l'assise pilifère, à peu près isodiamétriques dans la partie non renflée de la racine, se sont allongées en poils radicaux sur presque toute la surface du renflement.

Bientôt après, le cloisonnement que nous venons de constater dans les cellules de l'écorce se propage dans l'endoderme et le péricycle (fig. 2). Les cellules de l'endoderme se modifient à peu près comme celles de l'écorce ; elles s'allongent radialement, puis se cloisonnent. Les ponctuations qui se trouvaient d'abord au milieu de la paroi radiale sont rejetées dans la moitié la plus interne, l'allongement se produisant surtout dans la partie externe de la paroi ; puis, à mesure que l'accroissement continue, les ponctuations s'al-

longent, s'amincissent et finissent enfin par disparaître, en sorte que la limite entre l'écorce et le cylindre central devient alors très obscure.

Pendant que l'endoderme subit la modification qui vient d'être décrite, le péricycle ne reste pas inactif; les cellules de l'assise unique qui le compose se sont allongées, puis divisées par des cloisons tangentielles, et cela, bien entendu, seulement dans la région contiguë au renflement de l'écorce. A ce stade du développement, le péricycle présente à peu près le même aspect que dans le premier début de la formation d'une radicelle; mais il est impossible de confondre les deux cas, car l'écorce de la racine mère ne joue aucun rôle dans la production d'une radicelle, tandis qu'elle prend une grande part à la formation du suçoir. Quoi qu'il en soit, les cellules du péricycle continuent à se cloisonner, et bientôt, les ponctuations de l'endoderme ayant disparu, on ne distingue plus les cellules qui proviennent de l'une ou de l'autre assise.

Le suçoir se compose alors d'une masse à peu près homogène de parenchyme cellulaire dont les éléments s'emplissent d'un plasma de plus en plus dense. Nous verrons tout à l'heure comment, dans ces tissus, se différencient les cellules spiralées qui relient les vaisseaux de la racine à la plante hospitalière.

L'assise pilifère n'a pas pris part à la formation qui vient d'être décrite, mais elle a subi vers l'extrémité du mamelon une modification remarquable. Dans certains cas, qui sont les plus simples, les cellules de l'assise pilifère se divisent radialement un assez grand nombre de fois, se subérifient légèrement, s'allongent en formant un faisceau plus ou moins compact et pénètrent dans les tissus de la plante hospitalière. C'est alors presque toujours dans une plante morte que pénètre le suçoir ainsi formé (fig. 3).

Mais, dans le cas le plus complet, les choses se passent d'une façon différente. Sur une coupe longitudinale pratiquée dans le suçoir suivant une certaine direction, on voit la cellule qui est errivée au contact de la plante hospitalière s'al-

longer tangentiellement jusqu'à acquérir une longueur qui peut être six à huit fois plus grande que sa longueur primitive; les cellules correspondantes d'une ou deux assises sous-jacentes subissent à peu près en même temps des modifications analogues (*a*, fig. 1). Dans une coupe tangentielle faite au sommet du mamelon, on voit qu'un certain nombre de cellules se sont allongées comme celle que nous avons observée dans la coupe longitudinale; ces cellules sont rangées suivant une seule file perpendiculaire à la direction de leur allongement; c'est ce qui explique pourquoi, dans la coupe longitudinale que j'ai d'abord décrite, on ne voyait qu'une seule cellule allongée.

Dans la partie moyenne des cellules allongées, on voit bientôt apparaître des cloisons radiales qui délimitent trois ou quatre cellules isodiamétriques ou un peu allongées radialement. Chacune des cellules d'abord décrites est donc transformée en une file de cellules dont les deux extrêmes sont encore très allongées tangentiellement. Ensuite une, deux ou même quelquefois trois cellules du milieu de chaque file, s'allongent rapidement vers l'extérieur et s'enfoncent dans la plante nourricière, soit en un faisceau compact, soit isolées les unes des autres. L'aspect d'une coupe longitudinale dans le suçoir sera donc très différent, suivant que cette coupe aura été faite dans une direction ou dans une autre. Dans la direction des cellules allongées, on verra à peine deux ou quatre cellules s'enfoncer dans la plante nourricière (fig. 4 et 5), tandis que dans la direction perpendiculaire on en verra dix, douze et même plus, autant qu'il y avait de cellules allongées. La partie du suçoir du Mélampyre qui s'enfonce dans la plante nourricière a donc pour origine l'assise pilifère de la racine; il y a par conséquent, au point de vue morphologique, une relation étroite entre les suçoirs et les poils radicaux.

Les cellules terminales du suçoir s'enfoncent dans la plante nourricière comme un mycélium de Champignon parasite dans les tissus de son hôte, en dissolvant les parois cellulaires qu'elles rencontrent (fig. 3 et 5). La diastase, inconnue d'ail-

leurs, au moyen de laquelle ces cellules se frayent un passage, paraît impuissante contre les parois épaisses et lignifiées du bois. On voit en effet très souvent, dans la coupe transversale d'une racine nourricière, que les cellules absorbantes, après avoir traversé l'écorce et le liber, tournent autour du corps ligneux, qui paraît pour elles un obstacle infranchissable.

Il ne reste plus maintenant, pour achever l'étude du développement du suçoir, qu'à indiquer comment se forme le faisceau de cellules spiralées, qui, on le sait, relie le système vasculaire de la racine aux cellules absorbantes de l'extrémité du suçoir. La différenciation des cellules spiralées commence au contact d'un faisceau du bois de la racine et se continue jusqu'à l'extrémité du suçoir. Les cellules absorbantes elles-mêmes portent parfois quelques ornements sur leur base ; mais la partie qui s'enfonce dans la plante nourricière en est toujours dépourvue.

Le *Melampyrum cristatum*, le *M. sylvaticum* et le *M. nemorosum*, que j'ai étudiés aussi, m'ont donné exactement le même résultat que le *M. pratense;* la structure et le développement des suçoirs sont les mêmes dans ces quatre espèces.

Tozzia alpina. — Le *Tozzia alpina*, dont j'ai pu avoir les racines fraîches, grâce à l'obligeance de M. Adolphe Pellat, ressemble beaucoup au Mélampyre sous le rapport des suçoirs. C'est à ce point qu'il serait très difficile de distinguer, d'après des coupes, un suçoir de *Tozzia* d'un suçoir de Mélampyre. Il est intéressant de voir deux plantes aussi différentes par l'aspect extérieur se ressembler autant par la structure de certains organes.

Rhinanthus major. — Les suçoirs du *Rhinanthus* se développent à peu près comme ceux du Mélampyre. Les cellules du parenchyme cortical, en se cloisonnant, forment d'abord un renflement sur l'écorce. Sur les côtés de ce renflement, les cellules de l'assise pilifère se développent en poils, et vers le sommet quelques cellules s'allongent tangentiellement,

puis se cloisonnent et s'enfoncent dans la plante hospitalière. Dans certains cas, plusieurs assises sous-jacentes à l'assise pilifère peuvent pénétrer dans la plante hospitalière. Il y a alors un véritable cône de pénétration ; mais ce sont toujours les cellules de l'assise pilifère seules qui jouent le rôle d'organes d'absorption.

Le péricycle et l'endoderme prennent aussi part à la formation des suçoirs, à peu près de la même façon que dans le Mélampyre. Dans le cas du *Rhinanthus*, on peut quelquefois reconnaître sur un organe adulte ce qui provient du péricycle. Vers le centre du suçoir, on voit en effet un massif de cellules plus petites que celles de la périphérie limité par une assise irrégulièrement subérifiée, faisant suite à l'endoderme de la racine. L'étude du développement montre que cette assise provient de l'endoderme de la racine.

La partie lignifiée du suçoir se compose d'un faisceau central formé seulement d'une ou deux files de cellules ; mais ce faisceau s'élargit beaucoup dans le voisinage de la racine hospitalière. Il y a de plus certaines cellules qu'on ne retrouve pas dans les autres Rhinanthées ; examinons, en effet, une coupe faite dans un suçoir perpendiculairement à la direction de la racine hospitalière (fig. 13) ; nous verrons que, de part et d'autre du cône de pénétration, un certain nombre de cellules annelées se détachent du faisceau central du suçoir et se dirigent tangentiellement dans le voisinage de la surface de contact des deux plantes. Nous allons voir quel est le rôle de ces cellules, déjà signalées d'ailleurs par M. de Solms-Laubach.

Les sucs peuvent être puisés dans la plante nourricière de deux façons : d'abord de la façon ordinaire, par le cône de pénétration, et, en second lieu, par certaines cellules dont le développement est caractéristique du *Rhinanthus*. Dans une coupe comme celle représentée par la figure 13, on voit que les bords du suçoir entourent presque complètement la racine sur laquelle il est fixé. Les cellules de l'assise pilifère, situées à la périphérie de la surface de contact, s'allongent radiale-

ment et pénètrent dans la racine. Ces cellules allongées ne portent pas d'ornement sur leurs parois peu ou pas subérifiées; elles sont indépendantes les unes des autres sur une grande partie de leur longueur; en un mot elles présentent les caractères morphologiques des poils radicaux (*d*, fig. 14).

Il arrive quelquefois qu'une racine, étant attaquée par plusieurs côtés à la fois, est presque complètement dissoute par les diastases de la plante parasite. C'est le cas de la racine représentée par la figure 14. On ne voit sur cet exemple que deux cellules adaptées au rôle d'absorption; dans d'autres cas, il y en a un plus grand nombre.

Les matières absorbées par les cellules que je viens de décrire passent d'une cellule à l'autre dans le voisinage de la surface de contact des deux plantes, et arrivent jusqu'au faisceau central du suçoir par l'intermédiaire des cellules spiralées spéciales, que j'ai signalées tout à l'heure. On voit donc que la particularité que présentent les cellules spiralées des *Rhinanthus* s'explique par une autre particularité dans l'appareil absorbant.

Chez le *Rhinanthus*, les cellules de l'assise pilifère peuvent donc jouer de trois façons différentes le rôle d'organe d'absorption : 1° en développant de simples poils radicaux sur les côtés du suçoir; 2° en formant un cône de pénétration au sommet du suçoir; 3° en s'allongeant sur les bords de la surface de contact du suçoir et de la plante hospitalière, de façon à pénétrer dans les tissus de cette dernière. Le premier mode est celui des plantes ordinaires, le second celui des plantes parasites, et le troisième se rapproche du premier par la forme des organes absorbants et du second par le milieu dans lequel ces organes fonctionnent.

Pedicularis sylvatica. — Les suçoirs des Pédiculaires diffèrent notablement de ceux qui viennent d'être décrits, autant par leur structure que par leur mode de formation. Je commencerai d'abord par en décrire le développement. Quoiqu'il se forme tous les ans de nouveaux suçoirs sur les racines d'un

pied âgé, il est préférable d'étudier des plantes très jeunes ; la structure des suçoirs est en général plus simple, et il est plus facile d'en suivre les modifications.

La figure 6 représente une coupe transversale faite dans une jeune racine en un point où commence à se former un suçoir. On voit que, quoique le volume de la racine ait augmenté notablement, sa structure n'a pas subi de modifications essentielles. C'est à l'écorce seule qu'est due la formation du renflement qui a indiqué la place du suçoir. Sur un côté de la section, les cellules se sont d'abord allongées radialement sans se diviser. Puis on voit se former des cloisons radiales nombreuses, surtout dans l'assise pilifère. Le cloisonnement s'effectue ensuite tangentiellement, surtout dans les deux assises sous-jacentes à l'assise pilifère. C'est précisément ce stade du développement qui est représenté dans la figure 6.

L'endoderme prend part, lui aussi, à la nouvelle formation ; ses cellules s'agrandissent et se divisent par des cloisons radiales, tout en restant disposées sur une circonférence à peu près régulière. Sur la figure 8, on reconnaît les nouvelles parois à ce qu'elles ne portent pas encore les ponctuations caractéristiques de l'endoderme. On voit aussi se former quelques cloisons tangentielles, mais plus rarement.

Le cylindre central est la région de la racine qui se modifie le plus tardivement pour contribuer à la formation du suçoir. On voit dans la figure 8 qu'il n'y a encore que de faibles modifications dans le péricycle et dans les faisceaux.

Suivons maintenant le développement du suçoir au delà du stade représenté par la figure 8.

Vers le sommet du nouvel organe, le cloisonnement radial de l'assise pilifère se continue avec activité. Il se forme ainsi une rangée de cellules étroites, prêtes à pénétrer dans les tissus de la plante hospitalière. Sur les côtés, au contraire, les cellules se divisent peu, quelques-unes s'allongent et forment un poil radical, comme on peut le voir sur la figure 9. Mais, si l'on compare les figures 1 et 9, on voit que les poils radicaux de la Pédiculaire sont moins nombreux et moins allongés

que ceux du Mélampyre. Le cloisonnement se continue pendant ce temps dans le parenchyme cortical; il se forme ainsi dans l'axe des suçoirs un tissu plus ou moins abondant de petites cellules.

C'est maintenant seulement qu'on voit se produire quelques modifications dans le cylindre central. Les cellules du péricycle s'allongent. Sur la figure 8, on voit déjà que les cellules du péricycle se sont cloisonnées dans la région correspondante au renflement de l'écorce. Au contact d'un faisceau du bois, certaines cellules se différencient, leurs parois se lignifient et se couvrent d'ornements annelés ou réticulés (*d*, fig. 8).

Dans l'endoderme et la partie interne de l'écorce, il ne se différencie qu'une seule file de cellules annelées qui suit l'axe des suçoirs. Souvent l'endoderme a été un peu déformé par l'accroissement irrégulier du cylindre central; il forme une anse plus ou moins prononcée dont l'extrémité est traversée par la file de cellules lignifiées (fig. 12). Une seule cellule de l'endoderme est dans tous les cas atteinte par la lignification.

Dans le voisinage de l'assise pilifère, la file unique de cellules annelées se ramifie pour ainsi dire et se continue par un nombre variable de files plus ou moins réunies entre elles; chaque file se termine par une cellule de l'assise pilifère enfoncée dans la plante hospitalière. Les cellules de l'assise pilifère qui ne sont pas lignifiées pénètrent aussi dans la plante hospitalière, mais peu profondément, et ne paraissent pas jouer un rôle important dans l'absorption des sucs. Les figures 9, 11 et 12 rendent compte de la disposition des cellules lignifiées dans le suçoir.

Il faut remarquer que les coupes représentées par les figures 9 et 11 sont faites parallèlement à l'axe du suçoir et parallèles aussi à la racine sur laquelle est fixé le suçoir. Si la coupe, tout en passant par l'axe du suçoir, était perpendiculaire à la racine hospitalière, on ne verrait dans le voisinage de l'assise pilifère qu'une ou deux files de cellules lignifiées, comme l'indique la figure 10 représentant seulement l'extré-

mité du suçoir. C'est donc seulement dans un plan que les cellules se différencient et se lignifient.

D'ailleurs, la façon dont les cellules terminales d'un suçoir se mettent en rapport avec la plante hospitalière explique la disposition des cellules lignifiées. On voit, en effet, dans la figure 11 que les cellules les plus développées de l'assise pilifère vont se terminer par un renflement dans la cavité d'un gros vaisseau de la plante hospitalière. Cette disposition nous indique que c'est dans les vaisseaux que le suçoir va puiser des sucs nutritifs. Or les cellules lignifiées de l'assise pilifère étant spécialement adaptées à l'absorption des sucs, il est naturel que ces cellules ne se différencient que là où elles peuvent servir, c'est-à-dire tout le long d'un vaisseau.

Les dimensions d'un suçoir et la quantité de cellules lignifiées qu'il renferme varient beaucoup, suivant la grosseur de la racine qui le porte, et surtout suivant l'importance de la racine sur laquelle il est fixé. Lorsqu'une racine renferme une grande quantité de sucs nutritifs, les suçoirs qui sont fixés sur elle prennent un développement considérable.

En somme, les suçoirs de la Pédiculaire se développent surtout aux dépens du parenchyme cortical. L'endoderme et le péricycle jouent un rôle bien moins important que dans les espèces précédemment étudiées. Vers le sommet du suçoir, les cellules de l'assise pilifère s'allongent rapidement et pénètrent dans la plante hospitalière. Certaines de ces cellules, celles qui peuvent pénétrer dans la cavité d'un large vaisseau, jouent spécialement le rôle d'organe d'absorption. Leurs parois sont couvertes d'ornements annelés et leur extrémité seule dépourvue d'ornements est renflée dans un vaisseau de la plante hospitalière. Les sucs absorbés par la partie renflée sont conduits d'une cellule spiralée à l'autre jusqu'à la file unique de cellules spiralées qui se trouve dans l'axe du suçoir, et, de là, passent dans les vaisseaux ligneux de la racine de la Pédiculaire. Les sucs sont donc transportés, par l'intermédiaire des cellules spiralées du suçoir, des vaisseaux ligneux

de la plante hospitalière dans les vaisseaux ligneux de la plante parasite.

Odontites lutea. — Les suçoirs de l'*Odontites lutea* se forment à peu près comme ceux du *Pedicularis sylvatica.* Les cellules de l'écorce d'une jeune racine s'allongent, puis se cloisonnent radialement et tangentiellement. Il se fait ainsi un mamelon assez considérable, sans la participation de l'endoderme ni du péricycle.

Mais bientôt les cellules de l'endoderme entrent aussi en voie de division; il se forme surtout des cloisons radiales qui élargissent le cercle de l'endoderme. En même temps, les cellules du péricycle se cloisonnent aussi et repoussent l'endoderme.

Les cellules lignifiées du suçoir se différencient ensuite comme d'ordinaire; elles forment un faisceau central très mince, qui ne comprend quelquefois qu'une seule file de cellules.

Sur toute la surface d'un suçoir, les poils radicaux se développent en abondance et fonctionnent comme dans une plante ordinaire. Mais dans la région du contact avec la plante hospitalière, les cellules de l'assise pilifère jouent un rôle spécial.

Dans les petits suçoirs, ceux par exemple qui se trouvent sur les plantes qui viennent de germer, ces cellules se cloisonnent radialement un grand nombre de fois, de façon à avoir une section beaucoup plus étroite que les cellules sous-jacentes ; puis elles s'allongent et pénètrent ainsi, en formant un faisceau compact, dans les tissus de la plante hospitalière. Quelques-unes de ces cellules de l'assise pilifère, situées sur le prolongement du faisceau central des cellules spiralées, acquièrent des ornements spiralés, et servent plus spécialement au transport des sucs.

Les gros suçoirs ont une structure un peu différente ; ils sont ordinairement portés par une plante déjà grande et se sont enfoncés dans une racine renfermant beaucoup de matières nutritives. La façon dont ils pénètrent dans la plante hospitalière rappelle tout à fait ce que j'ai décrit à propos du

Melampyrum pratense. Quelques cellules de l'assise pilifère s'allongent tangentiellement, puis se divisent radialement. Les nouvelles cellules ainsi formées s'allongent rapidement et s'enfoncent dans la racine hospitalière. Pour tout ce qui concerne le cône de pénétration, on peut s'en rapporter à ce qui a été dit pour le Mélampyre. On ne pourrait signaler que quelques différences de détail.

Dans la partie centrale d'un gros suçoir, tout autour des cellules spiralées, on voit un massif de cellules à protoplasma très dense. C'est encore là un trait de ressemblance de plus entre les Mélampyres et les *Odontites*.

Odontites rubra. — Le développement du suçoir et sa pénétration dans la plante hospitalière se font à peu près comme dans l'espèce précédente. Je signalerai seulement une particularité qui rapproche l'*Odontites rubra* du *Rhinanthus major*. Après la pénétration dans une racine, quelques cellules superficielles du suçoir, situées dans le voisinage du cône de pénétration, s'allongent considérablement et tendent à entourer la racine. Je n'ai cependant pas vu, comme dans le cas du *Rhinanthus*, ces cellules s'enfoncer dans la plante hospitalière et jouer le rôle d'organe absorbant; peut-être servent-elles seulement à mieux fixer le suçoir.

Euphrasia officinalis. — Les suçoirs de l'Euphraise ressemblent beaucoup à ceux des *Odontites*. Ils sont en général petits et assez peu nombreux. Pour leur structure et leur développement, on peut s'en rapporter à ce qui a été dit au sujet de l'*Odontites lutea*. Les suçoirs de ces deux espèces ne diffèrent que par des détails peu importants.

Comparaison des suçoirs des différentes Rhinanthées. — Dans toutes les espèces que j'ai étudiées, les traits principaux de l'histoire du suçoir sont les mêmes. Dans tous les cas, l'écorce et le péricycle prennent part à la nouvelle formation; ce sont toujours des cellules de l'assise pilifère qui pénètrent dans la

plante hospitalière, et les cellules absorbantes sont toujours reliées au système ligneux de la racine par un faisceau plus ou moins développé de cellules spiralées.

Mais à côté de ces caractères communs, on peut signaler quelques différences. Comparons, par exemple, le Mélampyre et la Pédiculaire. Une première différence réside dans l'endoderme. Chez le Mélampyre, dans la région où se forme le suçoir, les cellules de l'endoderme s'allongent, se divisent, leurs ponctuations s'effacent, de telle sorte que lorsque le suçoir est formé il n'est plus possible de reconnaître un endoderme tout autour de la racine. Dans le cas de la Pédiculaire, au contraire, les cellules de l'endoderme s'allongent peu et se divisent surtout par des cloisons radiales. Sur ces nouvelles cloisons, il peut même apparaître des ponctuations plus ou moins nettes. On peut donc, même lorsque le suçoir est complètement formé, suivre l'endoderme tout autour de la racine ; la continuité n'est rompue que par le faisceau de cellules spiralées qui traverse le suçoir. Les cas du *Rhinanthus*, de l'*Odontites* et de l'*Euphrasia* sont intermédiaires entre celui du Mélampyre et celui de la Pédiculaire aussi bien par le rôle du péricycle que par la netteté de l'endoderme dans les suçoirs.

On pourrait encore signaler quelques différences dans la façon dont se forment les cellules qui pénètrent dans la plante hospitalière. Chez le Mélampyre, on voit se former dans l'assise pilifère des cellules allongées tangentiellement qui se divisent plus tard pour donner vers leur milieu les cellules absorbantes. Dans la plupart des autres espèces, le cloisonnement des cellules superficielles se fait plus irrégulièrement. Mais ces différences sont de peu d'importance, et l'on peut dire en somme que la structure et le développement du suçoir présentent chez les Rhinanthées une grande uniformité.

2° SANTALACÉES

Thesium humifusum. — Les suçoirs du *Thesium* ne se

développent pas tout à fait de la même façon que ceux des Rhinanthées. Dans le voisinage du sommet végétatif d'une racine, on voit quelquefois un léger renflement analogue à une très jeune radicelle. Dans une coupe transversale passant par le milieu de ce renflement, on voit que c'est surtout l'écorce qui a pris part à la nouvelle formation. Le parenchyme cortical a en effet plus que doublé d'épaisseur du côté où le suçoir a commencé à se former (fig. 16).

On voit que les cellules sont encore en voie d'accroissement et de division. Dans la partie interne de l'écorce, les cellules s'agrandissent surtout dans le sens radial et se divisent par des cloisons tangentielles. Mais dans la partie moyenne et externe, l'accroissement et le cloisonnement se font dans toutes les directions.

Pendant ce temps, les cellules de l'endoderme ne restent pas inactives; elles se comportent exactement comme les cellules de l'assise la plus interne du parenchyme cortical. Les cellules du péricycle s'allongent aussi et se divisent par des cloisons tangentielles, mais seulement dans la région correspondant à l'axe du suçoir (fig. 16 et 17).

Comme chez les Rhinanthées, c'est donc l'écorce qui joue d'abord le principal rôle dans la formation du suçoir. L'accroissement se continue ensuite rapidement, mais le cylindre central va maintenant prendre un développement plus important qu'il ne le faisait chez les Rhinanthées. Les cellules du péricycle continuent en effet à s'allonger et à se diviser; elles forment bientôt comme un faisceau de cellules allongées perpendiculairement à la direction de la racine.

Suivant l'axe du suçoir, les cellules de l'endoderme se comportent comme celles du péricycle; les ponctuations deviennent de moins en moins visibles. Les choses se passent sous ce rapport comme dans le Mélampyre. Une cellule s'allongeant surtout par sa partie externe, la ponctuation est rejetée vers la partie interne et finit par disparaître par suite de l'accroissement. La limite entre le cylindre central et l'écorce est alors effacée dans la région que nous étudions. Les cellules prove-

nant du péricycle, de l'endoderme et de la partie interne de l'écorce constituent un tissu homogène et continu formé de cellules allongées.

Si les ponctuations de l'endoderme ont disparu au sommet du cylindre formé par la multiplication des cellules du péricycle, elles sont demeurées visibles sur les côtés de ce même cylindre (e_1, fig. 17). Pendant tout le développement, la partie centrale du suçoir est entourée d'un endoderme très net, en continuité avec celui de la racine. Ces cellules endodermiques se différencient pendant la formation du suçoir. La cellule la plus interne provenant du cloisonnement d'une cellule endodermique de la racine acquiert les ponctuations caractéristiques. C'est donc seulement vers la partie terminale qu'il est impossible de délimiter exactement les tissus provenant du péricycle.

On voit bientôt, dans la partie centrale du suçoir et au contact d'un faisceau du bois de la racine, se produire une différenciation remarquable dans certaines cellules. Les parois se couvrent d'ornements annelés et lignifiés (*cs*, fig. 17). Peu à peu, les cellules spiralées augmentent en nombre et forment bientôt, suivant l'axe du suçoir, un petit faisceau qui se termine à peu près au même niveau que les ponctuations de l'endoderme.

Un suçoir peut arriver à cet état de son développement sans être en rapport avec une plante hospitalière ; mais il ne peut aller plus loin ; il faut donc examiner comment se fait la pénétration dans la plante hospitalière.

Avant de pénétrer dans une racine, l'extrémité du suçoir se moule sur cette racine (fig. 18). Les assises de cellules les plus extérieures du suçoir sont alors généralement mortes et subérifiées, et ne peuvent, par conséquent pas jouer un rôle actif. Ce sont les assises sous-jacentes, encore pleines de protoplasma, qui s'allongent, se cloisonnent et forment un cône de pénétration vers le milieu de la surface de contact du suçoir et de la racine. Ce cône s'avance en dissolvant les tissus qui se trouvent sur son passage, aussi bien les assises de

cellules mortes qui recouvraient sa surface que les tissus de la plante hospitalière. Quelquefois, les cellules les plus extérieures du cône meurent; elles sont alors repoussées et dissoutes par les cellules sous-jacentes, qui deviennent ainsi les plus extérieures (fig. 20).

Arrivé au contact du bois de la plante hospitalière, le suçoir s'arrête et moule son extrémité sur la surface du bois. On dirait que la diastase au moyen de laquelle l'écorce et le liber ont été dissous, éprouve quelque difficulté à attaquer le bois. Dans plusieurs cas cependant, il paraît démontré qu'une certaine quantité de bois a été dissoute.

Pendant que se fait cette pénétration dans une racine étrangère, la partie moyenne du suçoir se modifie profondément. Vers l'extrémité du faisceau de cellules annelées dont j'ai décrit la formation, on voit se produire un cloisonnement très actif. Il en résulte une sorte de noyau formé de cellules isodiamétriques. Puis, dans ce noyau et au contact du faisceau de cellules annelées, certaines cellules se lignifient et se couvrent d'ornements annelés. La masse de cellules annelées qui se forme ainsi se prolonge vers l'extrémité du suçoir par deux faisceaux qui viennent s'appliquer sur le bois de la plante hospitalière. Le contact est si intime que la cavité du vaisseau ne paraît séparée de celle de la cellule annelée que par une seule paroi, comme deux éléments cellulaires voisins appartenant à la même plante (fig. 21 et 22).

La partie du suçoir qui pénètre dans une racine peut s'élargir pendant un certain temps. Alors les deux bords de la blessure sont écartés comme les deux bords d'une fente qu'on élargirait avec les doigts. Si l'on n'avait pas suivi le développement, on pourrait croire alors que la pénétration première du suçoir a été le résultat d'une action mécanique et non de la dissolution de certains tissus.

Pour voir le développement d'un suçoir, tel qu'il vient d'être décrit, il faut toujours étudier des parties encore jeunes de racines de *Thesium*. Sur des racines déjà âgées, on trouverait bien des suçoirs à différents états de développement; mais

ce sont là des suçoirs avortés qui, ayant commencé à se former sur une racine très jeune, ne se sont plus trouvés dans des conditions favorables à leur croissance. L'arrêt du développement a été alors suivi de certaines modifications dans les tissus, qui pourraient donner des idées fausses sur la vraie marche du développement normal.

Outre les suçoirs, le *Thesium* porte encore sur ses racines des poils radicaux, mais en petit nombre. Les aliments peuvent donc entrer dans la racine par deux voies différentes.

Si l'on se rapporte à la description du développement du suçoir du Mélampyre, on verra qu'il existe entre le cas du Mélampyre et celui du *Thesium* quelques ressemblances. Dans les deux plantes, en effet, le péricycle, l'endoderme et l'écorce concourent à la formation du suçoir. Le rôle du péricycle paraît cependant être plus considérable dans le *Thesium.* Mais, d'un autre côté, les suçoirs du *Thesium* diffèrent beaucoup de ceux du Mélampyre. Ainsi, dans le Mélampyre, ce sont les cellules de l'assise pilifère qui pénètrent seules dans la plante hospitalière, tandis que, dans le *Thesium*, l'assise pilifère est détruite, et c'est une assise plus profonde, difficile à déterminer à l'avance, qui est appelée à jouer le rôle absorbant. D'autre part, dans le *Thesium*, il existe un endoderme qui est propre au suçoir, s'étant formé en même temps que le suçoir lui-même; dans le Mélampyre, au contraire, l'endoderme de la racine est plus ou moins défiguré par la formation des suçoirs, et il ne se différencie aucune cellule endodermique dans le suçoir lui-même.

Osyris alba. — Les suçoirs de l'*Osyris* ont à peu près la même structure que ceux du *Thesium*, et il est probable qu'ils présentent le même développement, mais je n'ai pu vérifier ce dernier point.

Sur les radicelles d'*Osyris*, les suçoirs sont quelquefois très rares; il m'est arrivé de déraciner quelques pieds assez profondément sans en trouver un seul. Par contre, les poils radicaux sont très nombreux. Sous le rapport du parasitisme,

l'*Osyris* peut donc être considéré comme un intermédiaire entre le *Thesium* et les plantes non parasites.

II

Organes d'absorption des plantes parasites.

Chez les végétaux non parasites, les organes d'absorption sont uniquement les poils radicaux produits par l'allongement des cellules superficielles de la racine ; ces poils forment un manchon autour des parties jeunes de la racine et absorbent par endosmose les sucs nutritifs nécessaires à la plante. Chez les plantes parasites que je viens d'étudier, il en est autrement. Les jeunes radicelles ne portent que peu ou pas de poils radicaux, au moins dans les conditions où je les ai observées. Je fais cette restriction, car l'affirmation d'un fait négatif est toujours une chose très hasardeuse ; il peut se faire que, dans des conditions spéciales que je ne connais pas, les poils radicaux se développent plus abondamment. Chez les Rhinanthées, je n'ai vu de poils radicaux bien développés que sur les suçoirs ; sur les autres parties de la racine, tout au plus m'est-il arrivé de voir chez le Mélampyre, par exemple, quelques cellules de l'assise pilifère former une petite papille, jamais assez grande pour mériter le nom de poil radical. Les racines de *Thesium* portent très peu de poils radicaux, mais celles d'*Osyris* en ont davantage.

Chez les Rhinanthées et les Santalacées, les poils absorbants des plantes ordinaires sont donc remplacés plus ou moins complètement par les suçoirs. Sous ce rapport, ces deux familles de parasites se conduisent de façons très différentes. Examinons d'abord les Rhinanthées.

Lorsque le suçoir commence à se développer, presque toute sa surface se couvre de poils radicaux, en tout semblables à ceux des plantes ordinaires. On dirait que les organes d'absorption, ordinairement répartis sur une grande

surface de la racine, sont ici localisés sur un étroit espace. Mais ce n'est là, en quelque sorte, qu'une phase transitoire. Les véritables organes du parasitisme ne sont pas encore formés.

Vers le sommet du suçoir, quelques cellules de l'assise pilifère qui n'ont pas donné naissance à des poils, s'agrandissent et se divisent par des cloisons radiales. Les cellules de cette partie de l'assise pilifère ainsi rajeunies jouissent de propriétés spéciales; certaines d'entre elles s'allongent, pénètrent dans les tissus de la plante hospitalière en se frayant un passage au moyen d'une diastase qui dissout les parois cellulaires. Ce sont là les organes d'absorption qui caractérisent le parasitisme des Rhinanthées.

En somme, chez les Rhinanthées, l'absorption peut se faire :

1° Par la surface des cellules de l'assise pilifère;

2° Par les poils radicaux qui couvrent les parois du suçoir;

3° Par certaines cellules de l'assise pilifère qui s'enfoncent dans la plante hospitalière.

De ces trois modes d'absorption, le troisième seul, qui d'ailleurs paraît le plus important, nous révèle le parasitisme des Rhinanthées; le premier me paraît presque négligeable.

Chez les Santalacées, les choses se passent tout autrement; l'assise pilifère porte un plus ou moins grand nombre de poils radicaux. D'un autre côté, ce n'est pas l'assise pilifère des suçoirs qui s'enfonce dans la plante hospitalière. Nous avons vu qu'au moment où commence la pénétration du suçoir, l'assise pilifère, et quelquefois même une ou plusieurs assises sous-jacentes, étaient subérifiées ou exfoliées. Ces cellules mortes sont alors dissoutes par les cellules sous-jacentes restées vivantes, qui pénètrent dans la plante hospitalière. Ce n'est pas seulement, comme chez les Rhinanthées, les cellules d'une seule assise, qui pénètrent en s'allongeant en forme de poils, c'est un tissu de cellules tout entier qui s'enfonce dans la racine de l'hôte. Il se passe donc là quelque chose d'analogue à ce qu'on connaît pour les plantes véritablement parasites, telles que le Gui ou les Orobanches. Les

tissus de la plante parasite se soudent intimement à ceux de la plante hospitalière.

Au point de vue de la nutrition, les Rhinanthées, et surtout les Santalacées, constituent donc un intermédiaire entre les plantes non parasites, qui n'absorbent que par leurs poils radicaux, et les plantes qui empruntent à leur hôte tous les aliments liquides.

III

De la nature morphologique des suçoirs.

Comparaison du suçoir des Rhinanthées à celui des Santalacées. — Au point de vue purement morphologique, la comparaison du suçoir des Rhinanthées à celui des Santalacées présente un certain intérêt. Pour faire cette comparaison, on examinera successivement le développement et l'état adulte du suçoir.

Dans les deux familles, l'écorce et le péricycle prennent part à la fois à la formation du suçoir. Mais, chez les Rhinanthées, la part que prend le péricycle est bien moins importante que chez les Santalacées. Dans cette dernière famille, en effet, les tissus provenant du péricycle forment un cylindre allongé, entouré d'un endoderme, et qui relie le cylindre central de la racine aux tissus du suçoir provenant de l'écorce. Chez les Rhinanthées, au contraire, on ne trouve pas dans le suçoir de région spéciale formée par le péricycle. Les cellules de cette assise, en se cloisonnant, ont simplement formé un amas de cellules plus ou moins différenciées, qu'il est difficile de distinguer du cylindre central de la racine. Enfin, comme on l'a vu dans le chapitre précédent, chez les Rhinanthées, c'est l'assise pilifère elle-même qui pénètre dans la plante hospitalière, tandis que, chez les Santalacées, une ou plusieurs assises superficielles du suçoir sont exfoliées ou dissoutes.

Arrivé à son complet développement, un suçoir de Santalacée est facile à distinguer d'un suçoir de Rhinanthée. Nous avons vu, en effet, que, chez les Rhinanthées, le suçoir se composait seulement d'une masse cellulaire, traversée en son centre par un faisceau de cellules spiralées qui peut se réduire à une file de cellules. Au contact de la plante hospitalière, un plus grand nombre de cellules peuvent acquérir des ornements spiralés. Dans le *Thesium*, au contraire, le faisceau des cellules spiralées qui se détache de la racine est plus considérable, il peut présenter des formations secondaires et se trouve au centre d'un cylindre entouré par un endoderme propre au suçoir. De plus, arrivé à une certaine distance de la plante hospitalière, ce faisceau s'épaissit et se divise en deux parties qui restent séparées jusqu'à leur extrémité (fig. 23).

Enfin, les cellules absorbantes ont des formes différentes dans les deux familles. Chez les Rhinanthées, la base seule de ces cellules porte des ornements; dans l'extrémité libre, celle qui pénètre dans la plante hospitalière, la paroi est mince et légèrement cutinisée. Dans le suçoir du *Thesium*, les cellules spiralées qui sont au contact du bois de la plante hospitalière, portent des ornements sur toute leur étendue et restent toujours unies étroitement les unes aux autres.

Comparaison d'un suçoir et d'une racine. — Si l'on se demande maintenant quelle est la nature morphologique de ces suçoirs, on est naturellement amené à les comparer à des radicelles; mais on voit tout de suite qu'au point de vue morphologique, aucune assimilation n'est possible entre ces deux parties de la plante. On a vu, en effet, combien la structure d'un suçoir s'éloignait de celle d'une radicelle, surtout dans la famille des Rhinanthées.

On pourrait dire cependant qu'un suçoir est une racine profondément modifiée; mais alors le développement devrait révéler l'homologie qui ne montre pas la structure des organes adultes. Or on sait maintenant que toutes les radicelles se forment dans le péricycle et dans le péricycle seul, et qu'elles

sortent de la racine mère en dissolvant, en digérant, pour me servir de l'expression de MM. Van Tieghem et Douliot, l'endoderme et le parenchyme cortical. Or il n'y a rien de semblable dans la formation des suçoirs. Le péricycle et l'écorce prennent part en même temps à la formation de ces organes. De plus, les suçoirs sortent de la racine qui les porte sans qu'aucun tissu soit rompu ou dissous, leur formation est donc exogène et non endogène, comme celle des radicelles.

D'un autre côté, une racine de *Thesium* ou de Rhinanthée ne renfermant que deux faisceaux du bois, les radicelles s'y forment, comme on sait, suivant quatre rangées, situées de part et d'autre de chaque faisceau du bois (1). Si les suçoirs étaient des racines, ils suivraient la même loi. Or il suffit de faire quelques coupes pour se convaincre que la position des suçoirs est absolument quelconque par rapport aux faisceaux. Tantôt les premiers cloisonnements du péricycle apparaissent vis-à-vis d'un faisceau du bois, tantôt vis-à-vis d'un faisceau du liber, tantôt dans une position intermédiaire. Sous le rapport de leur disposition, les suçoirs ne se conduisent donc pas comme des racines.

M. Ludwig Koch (2) et Poulsen (3) sont arrivés à une conclusion analogue en étudiant les suçoirs de la Cuscute. Dans ce cas, cependant, les suçoirs sont endogènes ; mais, au lieu de se former dans le péricycle, ils prennent naissance dans la seconde assise du parenchyme cortical au-dessous de l'épiderme.

Si les suçoirs ne sont pas des racines, ce ne sont pas davantage des tiges ou des feuilles modifiées ; à quoi donc doit-on les assimiler ? A ne considérer que leur structure, il me semble qu'on doit les comparer à de simples émergences de la racine.

(1) Ph. Van Tieghem, *Recherches sur la disposition des radicelles et des bourgeons dans les racines des* Phanérogames (*Ann. des sciences nat.*, 7e série, V, p. 130, 1887).

(2) *Klee und Flachsseide*, par Dr Ludwig Koch. Heidelberg, 1880.

(3) *Ueber der morphologischen Werth des Haustoriums von Cassytha und Cuscuta*. Flora, 1877.

Mais ce sont des émergences d'une nature toute spéciale, car le péricycle prend part à leur formation et, suivant leur axe, se trouvent des cellules spiralées semblables à de courts vaisseaux. Il me semble donc que le nom de suçoirs, qu'on a donné jusqu'ici à ces productions, peut continuer avec avantage à les désigner. Ce nom a surtout l'avantage de rappeler la fonction, qui est plus nette et plus intéressante que la nature morphologique.

CONCLUSIONS

Ce travail renferme l'étude du développement et de la structure des suçoirs dans les familles des Rhinanthées et des Santalacées. Les suçoirs sont des organes spéciaux, qui vont puiser dans d'autres plantes les sucs nécessaires à l'alimentation de la plante parasite, et remplacent ainsi plus ou moins complètement les poils radicaux.

Chez les Rhinanthées, l'écorce et le péricycle concourent à la formation des suçoirs, mais l'écorce a une part prépondérante. Sur les côtés des suçoirs, les cellules de l'assise pilifère se développent en poils radicaux; vers l'extrémité, un certain nombre de ces cellules se différencient et pénètrent dans la plante hospitalière. Ces cellules absorbantes s'avancent dans les tissus de la plante hospitalière soit en faisceaux, soit, le plus souvent, isolées. C'est donc, dans tous les cas, par les cellules de l'assise pilifère que les Rhinanthées absorbent leurs aliments liquides.

Chez les Santalacées, et surtout chez l'*Osyris*, qui porte peu de suçoirs, on trouve des poils radicaux. Dans cette famille, les suçoirs sont aussi formés par l'écorce et le péricycle; mais ici le péricycle joue un rôle plus important que chez les Rhinanthées. Dans la partie du suçoir attenante à la racine, on peut distinguer un cylindre central et une écorce; la limite est marquée par un endoderme différencié aux dépens de l'endoderme de la racine; vers l'extrémité du suçoir, l'en-

doderme disparaît et en même temps la distinction entre l'écorce et le cylindre central s'efface.

Les cellules de l'assise pilifère sont généralement mortes ou exfoliées, lorsque le suçoir pénètre dans la plante hospitalière; elles sont dissoutes par les assises sous-jacentes au moment de la pénétration, et la partie du suçoir qui s'enfonce dans la racine de l'hôte est limitée extérieurement par une assise de cellules qui n'est pas déterminée à l'avance.

Dans tous les cas, les cellules absorbantes sont reliées aux faisceaux du bois de la racine par un faisceau plus ou moins développé de cellules spiralées.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche I.

Melampyrum pratense.

Fig. 1. Coupe longitudinale dans un très jeune suçoir. — *pr*, poils radicaux développés aux dépens de l'assise pilifère sur les parois du suçoir; *a*, cellule du sommet du suçoir, qui, en s'allongeant et en se divisant, donnera les cellules qui s'enfoncent dans la plante nourricière; *b*, parenchyme cellulaire provenant du parenchyme cortical de la racine; *e*, cellules de l'endoderme; e_1, cellules de l'endoderme en voie de division; *p*, cellules du péricycle; p_1, cellules du péricycle en voie de division; *f*, faisceau du bois.

Fig. 2. Coupe longitudinale dans un suçoir un peu plus âgé. — *a*, cellules provenant de la cellule *a* de la figure précédente; p_1, cellules provenant de la division des cellules du péricycle; le reste comme dans la figure précédente.

Fig. 3. Coupe longitudinale dans l'extrémité d'un suçoir qui s'enfonce dans un morceau de bois en décomposition. — *a*, cellules de l'assise pilifère allongées et ramifiées qui ont pénétré dans le bois en décomposition.

Fig. 4. Coupe longitudinale dans l'extrémité d'un suçoir qui commence à entrer dans la plante hospitalière. — *a*, cellules de l'assise pilifère différenciée pour jouer le rôle de cellule absorbante.

Fig. 5. Coupe longitudinale dans un suçoir développé. — *a* et a_1, cellules provenant de la cellule *a* de la figure 1, les cellules *a* développées pour jouer le rôle d'organe absorbant sont enfoncées dans une racine nourricière; *pr*, poils radicaux développés sur les parois du suçoir; *b*, cellules parenchymateuses formant la masse du suçoir et remplies d'un protoplasma très

dense qui a été dissous par l'hypochlorite de soude; *cs*, cellules spiralées qui mettent les cellules absorbantes en communication avec les faisceaux ligneux de la racine; *f*, vaisseaux du bois de la racine; *t*, cellule de l'endoderme déformé par suite du développement du suçoir.

Planche II.

Pedicularis sylvatica.

Fig. 6. Coupe transversale dans une racine où un suçoir commence à se former. — *a*, cellules de l'assise pilifère en voie de division radiale, ces cellules sont celles qui s'enfonceront dans la plante nourricière; *b*, cellule du parenchyme cortical en voie de division; *e*, cellule de l'endoderme; e_1, cellule de l'endoderme qui vient d'être divisée par une cloison qui ne présente pas de plissements; *p*, cellule du péricycle; *f*, faisceau du bois de la racine.

Fig. 7. Jeune pied de Pédiculaire portant des suçoirs *s*.

Fig. 8. Comme la figure 6, mais à un âge un peu plus avancé, le suçoir se forme vis-à-vis d'un faisceau du bois de la racine, tandis que dans la figure 6, il se formait vis-à-vis de l'intervalle qui sépare un faisceau du bois d'un faisceau du liber. — *p*, cellule provenant de la division d'une cellule du péricycle; *d*, cellule dont les parois portent déjà des ornements lignifiés; c'est le commencement du faisceau central des cellules spiralées.

Fig. 9. Coupe longitudinale dans un suçoir de petite taille. — *a*, cellules de l'assise pilifère qui s'enfoncent dans la plante nourricière; *pr*, poils radicaux; *cs*, cellules spiralées qui font communiquer les cellules absorbantes avec le faisceau du bois de la racine; *e*, cellule de l'endoderme; e_1, cellule de l'endoderme repoussée par le développement du péricycle; *f*, faisceau du bois de la racine.

Fig. 10. Coupe dans l'extrémité d'un suçoir faite perpendiculairement à la direction de la racine nourricière monocotylédone. — *a*, cellule de l'assise pilifère, dont l'extrémité vient se dilater dans un vaisseau de la plante nourricière.

Fig. 11. Coupe dans l'extrémité d'un suçoir faite parallèlement à la racine nourricière. — *a*, cellules de l'assise pilifère qui vont puiser le suc dans un vaisseau de la racine nourricière; *cs*, file de cellules spiralées qui va rejoindre le faisceau ligneux de la racine.

Fig. 12. Montrant comment la file de cellules spiralées qui occupe l'axe du suçoir traverse l'endoderme. — *e*, cellules de l'endoderme; e_1, cellules provenant des cellules endodermiques de la racine; elles portent encore des traces des plissements de l'endoderme.

Rhinanthus major.

Fig. 13. Coupe longitudinale théorique dans un suçoir. Les parties ombrées sont lignifiées. — *b*, bois de la racine; *cs*, cellules spiralées; *ca*, cellules absorbantes enfoncées dans la plante nourricière; *d*, cellules de l'assise pilifère, qui jouent aussi le rôle d'organes d'absorption.

Fig. 14. Coupe dans l'extrémité d'un suçoir. — *a*, cellules spiralées enfoncées dans la plante nourricière; *d*, cellule de l'assise pilifère, qui joue aussi le rôle d'organe d'absorption; *b*, restes de la racine nourricière.

PLANCHE III.

Thesium humifusum.

Fig. 15. Coupe transversale dans une racine où un suçoir commence à se former. — *a*, cellules de l'écorce en voie de division; *e*, cellule de l'endoderme; e_1, cellules de l'endoderme en voie de division et d'allongement; *p*, cellules du péricycle; p_1, cellules du péricycle en voie de division; *f*, faisceau ligneux de la racine; le suçoir se forme vis-à-vis d'un faisceau du liber.

Fig. 16. La même chose que dans la figure précédente, mais à un âge un peu plus avancé; le suçoir se forme à peu près vis-à-vis d'un faisceau du bois.

Fig. 17. Coupe longitudinale dans un suçoir plus âgé que dans les figures précédentes. — *e*, cellule de l'endoderme de la racine; e_1, cellule de l'endoderme du suçoir; *cs*, cellules spiralées; c'est la partie lignifiée du suçoir qui commence à se former.

Fig. 18. Coupe longitudinale dans un suçoir qui arrive au contact de la plante nourricière. — *e*, endoderme; *f*, faisceaux ligneux de la racine; *n*, plante nourricière.

Fig. 19. Coupe longitudinale dans un suçoir qui commence à entrer dans la plante nourricière. — *cs*, cellules spiralées du suçoir; *e*, endoderme; *a*, cône de pénétration.

Fig. 20. Partie *d* de la figure précédente, plus grossie; les cellules de la périphérie sont lignifiées.

Fig. 21. Coupe longitudinale dans un suçoir développé. — *b*, bois de la racine; *e*, endoderme; *cs*, cellules spiralées; *a*, partie ligneuse de la plante nourricière; *b* et *e*, liber et écorce de la même plante; *lc*, ligne de contact de la plante parasite et de la plante hospitalière.

Fig. 22. Partie *d* de la figure précédente grossie; mêmes notations.

Fig. 23. Coupe transversale dans la partie supérieure d'un suçoir en T (fig. 21). — *cs*, cellules spiralées; *e*, endoderme.

SUR

LA LOCALISATION DE L'ÉMULSINE

DANS LES AMANDES

Par M. JOHANNSEN

Attaché au laboratoire de Carlsberg (Copenhague).

On sait que les amandes amères contiennent un glucoside, l'*amygdaline*, et un ferment soluble nommé *émulsine* ou *synaptase*. Quand on écrase une amande amère en présence de l'eau, l'émulsine provoque une décomposition de l'amygdaline, et il se forme de l'acide cyanhydrique, de l'essence d'amandes amères et du glucose. La nature de cette décomposition est étudiée en chimie; pour le physiologiste, la question suivante est la plus importante : Pourquoi l'émulsine ne peut-elle pas agir sur l'amygdaline dans les amandes vivantes, par exemple à l'état sec, ou encore lorsqu'elles sont en voie de maturation?

La question n'est pas nouvelle; M. Thomé, en 1865 (1), indiquait que l'amygdaline se trouve dans le parenchyme chez toutes les amandes, amères et douces, tandis que l'émulsine doit se trouver seulement dans les amandes amères, chez lesquelles elle serait localisée dans les faisceaux libéro-ligneux du cotylédon. M. Thomé appuie son opinion sur quelques réactions micro-chimiques très problématiques et sur son organe du goût, dont les indications n'ont pas été très exactes (2).

L'amygdaline se trouvant, comme on sait, seulement chez

(1) *Botanische Zeitung*, t. XXIII, 1865, p. 240.

(2) L'indication de M. Thomé, que le parenchyme des amandes amères a la saveur tendre des amandes douces, est inexacte. Le parenchyme isolé est d'un goût amer très prononcé.

les amandes amères, et l'émulsine, au contraire, dans toutes les amandes, le point de départ de M. Thomé était inexact ; il n'est donc pas nécessaire d'analyser plus profondément son travail. M. Pfeffer, dans son excellent Manuel de physiologie végétale (1), fait l'observation que les indications de M. Thomé sont douteuses ; M. Pfeffer admet comme plus probable — si l'on veut absolument recourir à l'hypothèse d'une localisation du ferment — que l'émulsine se trouve dans le protoplasma et l'amygdaline dans le suc cellulaire. Mais cette idée n'est pas en accord avec le fait que les cellules des amandes mûres sont complètement remplies de matière protoplasmique.

Ayant besoin d'examiner cette question, pour étudier par analogie quelques problèmes relatifs au gluten, j'ai fait quelques expériences qui m'ont donné des résultats qui se trouvent pour ainsi dire d'accord avec les idées de M. Thomé.

Les amandes sont composées du tégument, qui ne contient ni amandine ni émulsine, et de l'embryon, qui se compose des cotylédons et de la tigelle, de la gemmule et de la radicule. Une foule de faisceaux vasculaires, sortant de la tigelle, se déploient dans les cotylédons, où ils forment des anastomoses nombreuses. En coupe transversale, les faisceaux sont disposés plus ou moins distinctement sur deux rangs (voy. fig. 1). Ils se présentent très distinctement quand on plonge les coupes dans le liquide de Millon pendant quelques minutes ; ils se colorent alors plus vite que le parenchyme, probablement parce qu'ils sont dépourvus de matière grasse. Si l'on n'emploie pas un tel artifice, on peut, à cause de la grande opacité des tissus, ne pas voir les faisceaux plus délicats qui se trouvent enfoncés dans le cotylédon. Les faisceaux les plus développés, ordinairement arrangés selon un plan et plus voisins de la surface supérieure (le côté plat) du cotylédon, ne peuvent échapper à l'observateur.

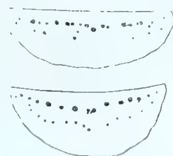


Fig. 1.

(1) Pfeffer, *Pflanzenphysiologie*, t. I, 1881.

Les expériences qualitatives ayant rendu vraisemblable la localisation de l'émulsine dans les faisceaux de toutes les amandes, j'ai obtenu la preuve directe de cette localisation par quelques séries de dosages d'acide cyanhydrique. Quand on opère avec des matières pures, le dosage du sucre produit par la décomposition de l'amygdaline est préférable, à cause de l'instabilité bien connue de l'acide cyanhydrique; dans le cas présent, les expériences étant toujours parallèles et la question principale étant de savoir s'il y a formation de l'acide ou non, le dosage de l'acide cyanhydrique est plus simple et assez exact. Le dosage a été exécuté par le procédé volumétrique de Liebig, en employant la solution d'argent normale, au vingtième; on isolait l'acide par distillation, comme cela est indiqué plus bas.

I

Amandes amères.

1° EXPÉRIENCES FAITES AVEC L'AMYGDALINE CONTENUE DANS LA GRAINE.

1. *Amande entière. L'émulsine qu'elle renferme suffit pour la ransformation complète de l'amygdaline.* — L'amande entière (avec le tégument) était écrasée et serrée fortement deux fois entre plusieurs lames de papier buvard, sans chaleur artificielle. Le résidu pulvérisé ne cédait plus de matière grasse au papier. 1,070 grammes de cette poudre étant placés dans un alambic (d'environ 100 centimètres cubes), muni d'un serpentin, on versait sur la poudre 30 centimètres cubes d'eau froide. Après un repos de cinq minutes, on chauffait rapidement à l'ébullition. La distillation ayant duré quinze minutes, on recueillait la matière distillée pour y doser l'acide cyanhydrique, dont la quantité correspondait à 1,7 centimètres cubes de la solution d'argent. La substance distillée ensuite n'a guère contenu de l'acide. L'acide produit par 1 gramme de la poudre doit donc correspondre à 1,6 centimètres de la

solution d'argent = 2,2 milligrammes d'acide cyanhydrique.

Le résidu dans l'alambic, après refroidissement, était dilué à son volume initial, puis on ajoutait environ 0,1 gramme d'émulsine récemment préparée (1), et après cinq minutes de repos, on distillait de nouveau. En ce cas, on ne trouvait pas trace d'acide cyanhydrique dans la matière distillée, ce qui prouve que la quantité d'émulsine contenue dans l'amande elle-même a été suffisante pour la transformation complète de l'amygdaline renfermée dans la graine.

2. *Vérification par distillation non interrompue.* — On prenait une nouvelle portion de la même substance préparée comme précédemment. 0,690 grammes de la poudre, distillés sans arrêt, avec 30 centimètres cubes de l'eau, donnait une quantité d'acide cyanhydrique correspondante à 1,1 centimètre cube de la solution d'argent. Après addition de l'émulsine, 0. En somme, 1,1 centimètre cube de la solution d'argent, calculé pour 1 gramme, donne 1,6 centimètres cubes = 2,2 milligrammes d'acide cyanhydrique. Ce résultat est donc parfaitement d'accord avec le précédent.

3. *Parties extérieures de l'amande, côtés convexes, c'est-à-dire parties inférieures des cotylédons.* — Le tégument étant enlevé en raclant avec précaution, on coupait de grandes plaques des côtés convexes des cotylédons, en évitant rigoureusement les faisceaux vasculaires. On peut sans difficulté avoir ainsi une quantité considérable de parenchyme pur. Les plaques étaient serrées et pulvérisées, comme on l'a indiqué plus haut. 0,430 grammes de la poudre, traités dans l'alambic avec 30 centimètres cubes d'eau à 45 degrés (centigrades) pendant vingt-cinq minutes, puis distillés, ne donnaient pas trace d'acide cyanhydrique.

Après refroidissement, addition d'émulsine et distillation répétée, la matière obtenue par la distillation correspondait à

(1) Selon les indications de M. Bull (*Annales de chimie et de pharmacie*, t. LXIX, p. 145). Quand on employait l'émulsine, c'était toujours en quantité assez grande pour assurer un effet rapide.

1,2 centimètres cubes de la solution d'argent; en calculant pour 1 gramme, on a 2,8 centimètres cubes = 3,8 milligrammes d'acide cyanhydrique.

On voit déjà par ces résultats que l'émulsine n'existe pas dans le parenchyme, et, de plus, que la quantité relative d'amygdaline (et par suite la quantité de l'acide produite) est plus grande dans le parenchyme que dans l'amande entière.

On obtient des résultats tout à fait analogues quand l'expérience est exécutée exactement comme en 1 et 2; ajoutons qu'un long repos, même à la température de 45 degrés, très voisine de l'optimum (1), ne change pas le fait.

4. *Parties centrales de l'amande, côtés plats, c'est-à-dire parties supérieures des cotylédons.* — La partie interne du cotylédon, contenant la plupart des faisceaux, mais aussi du parenchyme, était serrée et pulvérisée comme précédemment; 0,961 grammes étaient traités comme dans le premier cas.

La substance distillée correspondait à 1,05 centimètres cubes de la solution d'argent; après l'addition de l'émulsine, 0; en somme, 1,05 centimètres cubes, soit par gramme 1,1 centimètre cube = 1,5 milligrammes d'acide cyanhydrique.

Comme on pouvait le supposer, les parties internes se trouvent moins riches en amygdaline que le côté extérieur.

5. *Embryon sauf les cotylédons* (*radicule, tigelle et gemmule*). — L'embryon (moins les cotylédons) étant serré comme précédemment, il ne donne pas trace d'acide cyanhydrique quand on le traite avec l'eau; de même lorsqu'on ajoute de l'émulsine. Mais 0,050 grammes, plongés dans 30 centimètres cubes d'une solution froide d'amygdaline (concentration 1 pour 100), donnaient naissance — après cinq minutes de repos — à une quantité d'acide cyanhydrique correspondante à 0,6 centimètres cubes de la solution d'argent; en calculant pour 1 gramme, on a 12 centimètres cubes de la solution d'argent = 16,2 milligrammes d'acide.

(1) Hüfner indique que la température optima pour l'action de l'émulsine est d'environ 50 degrés (*Journal f. praktische Chemie*, t. CXIX, p. 204, 1875).

On voit donc que les parties de l'embryon autres que les cotylédons contiennent de l'émulsine, mais qu'elles sont dépourvues d'amygdaline.

2° EXPÉRIENCES FAITES AVEC UNE SOLUTION D'AMYGDALINE.

Ces expériences, souvent répétées, sont déjà assez probantes ; mais on peut avoir encore une vérification très nette de ces résultats si l'on détermine la puissance fermentative ou mieux diastasique (si l'on peut s'exprimer ainsi) des différents tissus, d'une manière analogue à l'expérience 5.

6. *Amande entière.* — 0,025 grammes de la poudre préparée comme précédemment, plongés dans 30 centimètres cubes d'une solution d'amygdaline (1,5 pour 100) donnait naissance — après un repos de vingt-cinq minutes (à la température de 45-50 degrés) — à une quantité d'acide correspondante à 1,7 centimètres cubes de la solution d'argent; en calculant pour 1 gramme, on trouve 68 centimètres cubes = 91,8 milligrammes d'acide cyanhydrique. En 1 et 2, nous avons trouvé que 1 gramme de poudre correspond à 2,2 milligrammes d'acide; on voit, par suite, que l'amande entière contient une quantité d'émulsine capable de décomposer plus de quarante fois son propre contenu d'amygdaline.

7. *Parties extérieures de l'amande* (voy. 3). — 0,025 grammes de la poudre, et même 0,100 grammes, traités comme en 6, n'ont donné aucune trace d'acide cyanhydrique, comme on le pouvait prévoir. Puissance diastasique = 0.

8. *Parties centrales de l'amande* (voy. 4). — 0,025 grammes ont donné naissance, dans les mêmes conditions, à une quantité d'acide correspondante à 6,1 centimètres cubes de la solution d'argent, soit par gramme 244 centimètres cubes = 329,4 milligrammes d'acide cyanhydrique. En 1, nous avons trouvé qu'un gramme de la poudre donnait 1,5 milligrammes d'acide ; la quantité d'émulsine contenue dans les parties centrales est

donc capable de décomposer plus de deux cents fois leur propre contenu d'amygdaline. Si l'on prend pour unité la puissance diastasique de l'amande entière, on a dans le cas présent $\frac{329,4}{91,8} = 3,6$ pour les parties centrales.

On ne peut donc douter que l'émulsine se trouve — sans compter les organes axiles — exclusivement dans les faisceaux vasculaires ou dans les rangées de cellules qui les entourent, tandis que l'amygdaline se trouve — de préférence au moins — localisée dans les cellules parenchymatiques ordinaires. Comme on ne saurait isoler complètement les faisceaux, on ne peut faire la preuve absolue qu'ils ne contiennent pas d'amygdaline; mais cela semble très probable, à cause de la différence des tissus et de la présence de l'émulsine dans les faisceaux.

Il faut bien remarquer que si l'on n'avait pas observé les faisceaux délicats qui forment une seconde série vers l'intérieur des cotylédons (voyez la figure 1), et si, coupant des plaques trop épaisses du côté extérieur, on croyait avoir du parenchyme pur, les résultats seraient modifiés. J'ai trouvé, en coupant des plaques qui comprennent à la fois le parenchyme et les minces faisceaux libéro-ligneux, une faible quantité d'acide cyanhydrique quand j'ai opéré comme en 1 et 2, quantité qui a été beaucoup plus faible que celle correspondante à toute l'amygdaline contenue dans les morceaux. Ce parenchyme impur a montré, comme il était à prévoir, une puissance diastasique presque nulle.

A cause du voisinage des faisceaux et de la surface plate des cotylédons, je n'ai pas réussi à isoler une quantité suffisante de parenchyme pur de ce côté. C'est pourquoi les résultats, en ce cas, ne sont pas si nets que pour le côté extérieur; je citerai, par exemple, les expériences suivantes :

9. 0,204 grammes de *parenchyme du côté plat*, traités comme cela est indiqué en 1, ont donné une substance distillée correspondante à 0,2 centimètres cubes de la solution d'argent;

après addition d'émulsine, 0,2 centimètres cubes ; en somme, 0,4 centimètres cubes, soit par gramme 1,95 centimètres cubes = 2,6 milligrammes d'acide cyanhydrique.

10. 0,025 grammes de la même poudre, traités comme en 6, ne donnaient naissance qu'à des traces d'acide cyanhydrique, à peine reconnaissables à l'odorat et trop faibles pour être dosées.

II

Amandes douces.

Les amandes douces ne contenant pas d'amygdaline, on peut se borner à trouver les éléments anatomiques dans lesquels on observe l'émulsine. Comme on le pouvait prévoir, c'est dans les faisceaux et dans les organes axiles qu'on trouve l'émulsine, tandis que le parenchyme n'en contient pas.

Les expériences suivantes ont été exécutées avec des amandes à coque molle. Les différentes parties étaient isolées, puis serrées et pulvérisées, comme dans les cas précédents.

1° *L'amande entière.* — 0,075 grammes de poudre et 30 centimètres cubes d'une solution d'amygdaline froide donnaient, après cinq minutes de repos, une matière distillée, dont l'acide cyanhydrique correspondait à 0,8 centimètres cubes de la solution d'argent.

2° *Les parties extérieures.* — 0,075 et même 0,500 grammes, dans les conditions identiques, n'ont donné naissance à aucune trace d'acide cyanhydrique.

3° *Les parties centrales.* — 0,075 grammes, dans les mêmes conditions, correspondaient à 2,2 centimètres cubes de la solution d'argent.

On voit donc que les amandes douces montrent des faits analogues à ceux que nous avons trouvés chez les amandes amères.

III

Conclusions.

La conclusion générale de ces recherches est donc la suivante :

L'amygdaline et l'émulsine sont localisées dans des tissus différents. L'amygdaline (qu'on trouve seulement chez les amandes amères) est localisée dans le parenchyme des cotylédons, et l'émulsine (qu'on trouve chez toutes les amandes) est localisée dans les parties axiles de l'embryon et dans les faisceaux libéro-ligneux des cotylédons.

En terminant cette Note, je dois appeler l'attention sur l'analogie principale qui se montre entre la localisation de l'émulsine des amandes et la localisation de la diastase dans le Blé. M. Aimé Girard (1), en 1884, a fait de nouvelles expériences pour vérifier l'exactitude des indications de M. Mège-Mouriès. Cet auteur avait dit que les cellules périphériques de l'albumen du Blé contiennent de la diastase, tandis que les cellules intérieures, remplies d'amidon, en sont dépourvues.

Dans les graines de Blé à l'état de vie latente, la diastase se trouve donc localisée dans l'embryon et dans les cellules périphériques de l'albumen, tissus qui sont complètement dépourvus d'amidon. De même, chez les amandes amères, l'amygdaline est séparée de l'émulsine. Mais, si nous pouvons facilement comprendre le rôle de la diastase dans les graines du Blé, on ne sait pas si l'amygdaline et l'émulsine ont un rôle, spécial ou non, dans les amandes.

(1) *Annales de chimie et de physique*, 6e série, t. III, 1884, p. 289-355.

SUR LES POILS RADICAUX GÉMINÉS

Par M. Ph. VAN TIEGHEM.

On sait que l'assise pilifère de la racine a ses cellules tantôt toutes de même forme et pouvant toutes se prolonger en poils, tantôt de deux sortes, les unes longues, les autres courtes, ces dernières seules se développant en poils absorbants. Dans le second cas, l'assise pilifère est bien homogène au début comme dans le premier; mais bientôt les cellules qui la composent découpent, par une cloison transversale rapprochée de leur extrémité inférieure, une petite cellule qui ne tarde pas à se prolonger en doigt de gant vers l'extérieur. Si toutes les cellules primitives se cloisonnent de la sorte, les éléments courts alternent régulièrement, dans le sens de la longueur, avec les éléments longs; mais souvent certaines cellules ne prennent pas de cloison, ce qui écarte davantage les poils et trouble la régularité de leur disposition.

Quand l'assise pilifère est ainsi différenciée, les poils y affectent quelquefois un groupement spécial, qui mérite de fixer l'attention. C'est ce qui se rencontre notamment chez certaines Ériocaulées et chez diverses Joncées.

Dans la racine des *Pæpalanthus* (*P. elongatus*, *ramosus*, *polyanthus*, etc.), l'assise pilifère se compose de cellules longues et de cellules courtes, alternant assez régulièrement par endroits dans les séries longitudinales qu'elles constituent. Les cellules courtes, qui sont notablement moins hautes que larges et de forme tabulaire, se prolongent quelquefois directement en poils. Mais le plus souvent, elles se divisent d'abord en deux moitiés par une cloison longitudinale médiane. Espacées çà et là au milieu des grandes cellules

longues, ces paires de petites cellules carrées rappellent à ce moment les stomates en voie de formation dans l'épiderme des feuilles des *Iris*, par exemple. Bientôt les deux cellules sœurs se développent vers l'extérieur en deux poils égaux, qui divergent en forme de V. Sur ces racines, les poils absorbants sont donc, du moins en grande majorité, groupés horizontalement deux par deux. Dans la section transversale, les deux cellules basilaires des poils n'occupent ensemble qu'une largeur égale à celle d'une des cellules stériles qui les séparent.

La même disposition se rencontre dans la racine de divers *Juncus*, notamment du *Juncus tenuis*.

La racine des *Distichia* (*D. filamentosa*, *muscoides*, *macrocarpa*) offre quelque chose de plus compliqué. Les poils y sont en grande majorité géminés, comme dans les exemples précédents; mais au lieu de se séparer dès la base et de diverger en forme de V, ils s'accroissent d'abord ensemble vers l'extérieur, et demeurent intimement unis dans le tiers ou la moitié de leur longueur totale en un poil double dirigé perpendiculairement à la surface; plus tard et plus haut seulement, ils se séparent et divergent, de manière que l'ensemble prend la forme d'un Y. Au premier abord, on croirait avoir affaire à un poil unique, bifurqué au sommet, dichotome. Souvent même les deux poils concrescents, après s'être séparés, s'incurvent en sens contraire, de manière que le tout a l'aspect d'une ancre, disposition évidemment la plus favorable à la fois à l'absorption et à la fixation.

Ce groupement transversal des poils radicaux deux par deux rappelle la disposition par séries transversales qu'on observe, comme on sait, dans ces organes chez l'*Azolla caroliniana* (1).

(1) Ph. Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 226, fig. 62.

RECHERCHES SUR L'ANATOMIE COMPARÉE

DES

MALVACÉES, BOMBACÉES, TILIACÉES, STERCULIACÉES

Par M. A. DUMONT

Agrégé des Sciences naturelles, Professeur au lycée de Rouen.

INTRODUCTION

L'universalité des caractères anatomiques et morphologiques, qui doit servir de base à l'établissement des groupes dans toute classification naturelle, est à peu près réduite, dans la systématique actuelle du monde végétal, aux seuls caractères extérieurs des organes de reproduction. Cette contradiction avec les principes d'une bonne classification est signalée dès 1840 par M. Chatin (1). Depuis cette époque, l'anatomie comparée des végétaux a inspiré un certain nombre de travaux (2) et a fait l'objet du cours professé en 1883-84 au Muséum d'histoire naturelle par M. Van Tieghem.

Mais l'œuvre entreprise est immense, et les résultats obtenus jusqu'ici sont loin de former une base suffisante à un classement vraiment naturel des plantes. Les botanistes qui ont abordé la question ont tiré de leurs études des conclusions de l'ensemble desquelles il résulte que les caractères fournis par la structure des organes de végétation peuvent et doivent servir à la classification.

(1) A. Chatin, *Anatomie comparée végétale appliquée à la classification*. Thèse présentée à l'École de pharmacie, 1840.

(2) L'énumération critique de ces travaux est contenue dans l'*Anatomie comparée végétale appliquée à la classification*, par R. Gérard. Thèse présentée à l'École de pharmacie de Paris, 1884.

M. Duval-Jouve, dans son *Histoire naturelle des Equisetum de France* (1), estime que « la structure anatomique des Equisetum est seule d'une haute importance pour la distinction et l'établissement des espèces ». Dans une autre publication (2), le même auteur se défend contre l'idée « de substituer systématiquement, pour la détermination des espèces, l'examen microscopique des tissus aux indices fournis par les caractères extérieurs » ; mais, ajoute-t-il, « dans certains cas où l'on risque de rester à l'état de doute, on peut, et, à mon avis, on doit avoir recours à l'examen des tissus constitutifs ».

M. Bureau (3) est moins affirmatif : il est vrai que la structure de la tige des Bignoniacées est dans un rapport constant avec l'organisation de la fleur, qu'elle caractérise souvent des espèces, des genres et des groupes supérieurs au genre ; mais elle ne fournit aucun caractère de famille, c'est-à-dire se trouvant dans les Bignoniacées grimpantes et celles arborescentes, et n'existant pas dans les familles voisines.

La subordination des caractères anatomiques préoccupe surtout M. C. de Candolle (4), qui trouve dans la disposition des faisceaux libéro-ligneux du pétiole et des nervures des feuilles un caractère de premier ordre, permettant la détermination certaine des espèces, des genres et des familles.

M. Vesque, dans plusieurs mémoires publiés depuis 1880, prend aussi la feuille comme base de l'anatomie comparée appliquée à la systématique ; les idées nouvelles qu'il émet sur le sujet sont d'une originalité hardie et séduisante :

L'espèce et la famille constituent des groupes naturels dont on peut établir des diagnoses anatomiques certaines ; le genre est, au contraire, un groupement artificiel, et ne peut être déterminé anatomiquement.

(1) Duval-Jouve, *Histoire naturelle des Equisetum de France*, 1864.

(2) Duval-Jouve, *Des Comparaisons histotaxiques et de leur importance dans l'étude critique des espèces végétales*, p. 478, 1871.

(3) *Valeur des caractères tirés de la tige pour la classification des Bignoniacées* (*Bull. de la Soc. Bot. de France*, 1872).

(4) *Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotylédones*, 1879.

Les caractéristiques des espèces et des familles seront établies en s'adressant aux organes qui s'adaptent le moins, c'est-à-dire qui ont une faible importance physiologique : stomates, organes sécréteurs, cristaux, poils. La disposition des faisceaux libéro-ligneux dans le pétiole et dans la tige, étant sous la dépendance de l'hérédité, et ne variant pas avec l'adaptation, pourra servir à l'établissement des diagnoses.

Les tissus, qui, comme le liber et le bois, ont une grande importance biologique, s'adaptent facilement et ne serviront à caractériser que les familles dont tous les membres ont la même adaptation.

M. Van Tieghem, dans ses leçons sur l'anatomie comparée, fait remarquer qu'il convient d'ajouter à l'hérédité et à l'adaptation un troisième facteur de la structure des plantes : la *variation*. Dans le cas de reproduction dimère, deux gamètes appartenant à deux individus différents se fusionnent pour former un œuf qui donnera un individu différant un peu de chacun des deux parents; la *variation* est le changement apporté dans la combinaison, la somme des nouvelles propriétés acquises. Il faudra des recherches très longues pour connaître l'effet de la variation sur la structure.

La variation, comme l'adaptation, détermine de nouveaux caractères susceptibles de se transmettre par l'hérédité.

La famille ne peut être définie anatomiquement; mais le plus grand nombre de ses membres possèdent souvent une certaine quantité de caractères communs; le meilleur caractère de famille est tiré de la nature et de la distribution des organes sécréteurs.

Les genres créés par les anatomistes ne correspondraient probablement pas toujours avec les genres morphologiques.

Ces conclusions sont extraites des notes que j'ai recueillies aux leçons de l'éminent professeur du Muséum, leçons qui m'ont inspiré le travail qui fait l'objet de cette publication.

Je me suis proposé dans ce travail d'étudier la structure de la tige et de la feuille du plus grand nombre possible d'espèces appartenant à chacune des quatre anciennes familles des

Malvacées, *Bombacées*, *Tiliacées* et *Sterculiacées*, et d'appliquer les notions acquises à la classification. J'avais surtout en vue d'arriver à la solution des questions suivantes :

La présence d'un liber secondaire stratifié, d'appareils gommeux, d'un péricycle fibreux, signalées chez un petit nombre d'espèces, est-elle constante?

Les groupes secondaires, tribus et sous-tribus, que l'anatomie peut créer, diffèrent-ils des groupes morphologiques?

Doit-on continuer à considérer les quatre familles comme distinctes, ou bien tous leurs membres réunissent-ils un nombre assez considérable de caractères communs, pour justifier leur réunion dans une famille unique divisée en quatre tribus? C'est là, à mon avis, une des questions que la morphologie laisse sans solution certaine, et que l'anatomie comparée doit trancher.

La plus grande partie des plantes appartenant à ces familles étant exotiques, j'avais à ma disposition un nombre trop restreint d'échantillons pour songer à la détermination anatomique des espèces et des genres.

Ce travail se divise en six chapitres. Le premier traite de la partie historique du sujet. Chacun des quatre chapitres suivants correspond à l'une des quatre grandes tribus et se subdivise en autant de paragraphes que la tribu compte de sous-tribus ; chaque paragraphe se termine par un résumé. Le sixième chapitre renferme les conclusions.

Les matériaux dont j'ai pu disposer pour cette étude ont été puisés en partie au Jardin des Plantes de Rouen, grâce à l'obligeance de son directeur, M. Varenne. M. Bureau, professeur au Muséum, a bien voulu mettre à ma disposition les ressources de cet établissement. M. Naudin, directeur de la villa Thuret, M. Morière, doyen honoraire de la Faculté des sciences de Caen, m'ont également fourni bon nombre d'espèces rares. Je prie ces messieurs d'agréer l'expression de ma vive reconnaissance.

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

L'anatomie comparée du vaste groupe des Malvacées n'ayant pas encore été tentée, je n'ai à rappeler ici que les travaux traitant incidemment de la structure spéciale de quelques genres assez rares, et ceux ayant un caractère plus général qui ont été publiés sur les appareils gommeux.

En 1828, Mirbel (1) met en évidence dans huit figures exactes pour l'époque, la structure remarquable et le mode de développement du liber chez le *Tilia europæa*.

En 1839, Schleiden (2) donne une description exacte, sinon complète, du bois secondaire chez le *Bombax pentandra*, composé presque complètement de parenchyme et de vaisseaux, avec quelques fibres dans le bois d'automne.

En 1852, Valpers (3) donne la description anatomique du pédoncule floral de l'*Adansonia digitata*, qui serait parcouru par cinq cylindres centraux indépendants ; chacun d'eux se compose d'une moelle lacuneuse au centre, entourée d'un bois très fibreux (l'auteur doit donner le nom impropre de fibres aux cellules ligneuses allongées que nous signalons plus loin comme éléments caractéristiques du bois dans la tige) avec des vaisseaux très larges ; ce bois est entouré : 1° d'une écorce interne (le liber) d'une « beauté surprenante » formée de couches libériennes (bandes fibreuses) alternant avec d'autres couches de « cellules libériennes à parois percées de canalicules dirigés en long ou en travers » ; 2° d'une écorce médiane très solide à éléments d'un brun foncé contenant des macles, avec des cellules scléreuses disséminées.

L'ensemble formé par ces cinq cylindres centraux est en-

(1) *Sur l'origine du liber et du bois* (*Mémoires du Muséum*, pl. II).
(2) *Arch. fur Naturgeschichte von Wiegham*, 1839, 9, 10, p. 228.
(3) *Botan. Zeitung*, p. 295, 1852.

touré d'une « écorce extérieure » avec quelques cellules mucilagineuses et de petits massifs d'éléments scléreux.

D'après cette description, qu'il m'a été impossible de contrôler, le pédoncule floral de l'*Andansonia* aurait la structure polystélique signalée récemment par MM. Van Tieghem et Douliot chez les Primevères et les Gunnéras (1).

En 1855, H. Mohl (2) donne le premier la composition exacte des bandes molles libériennes du *Tilia parvifolia* dont il décrit longuement les tubes criblés (*Gitterzellen*) et les cellules annexes.

M. Trécul (3) considère le mucilage qui tapisse intérieurement la membrane de cellulose de certains éléments parenchymateux des Malvacées comme un élément physiologique analogue à la cellulose et à l'amidon, constituant des cellules spéciales ayant leur végétation propre, prenant des couches concentriques traversées de canalicules. « Il y a aussi parfois (*Tilia corallina*) dans ces cellules de mucilage, procréation de cellules-filles qui ont leur stratification propre. Toutes ces cellules sont ensuite liquéfiées et employées sans doute à la nutrition de la plante. » Les cellules mucilagineuses des Malvacées, Tiliacées et Sterculiacées sont souvent disposées en séries isolées ou groupées ; en liquéfiant *toute leur substance*, elles peuvent alors former des canaux gommeux à une époque plus tardive. M. Trécul donne ainsi même origine aux réservoirs canaliformes lysigènes des Malvacées, Tiliacées et Bombacées et aux vrais canaux des Sterculiacées.

M. de Bary (4), sans se prononcer sur l'origine du mucilage chez les Malvacées, lui attribue la valeur morphologique et le mode de formation d'une paroi de cellule fortement épaissie ; il fait justement observer que les cellules mucilagineuses naissent directement du méristème et en sont souvent les premiers

(1) *Sur la Polystélie* (*Annal. des sc. nat.*, 1886, 7e série, t. III).

(2) *Einige Andeutungen über den Bau des Bastes* (*Bot. Zeit.*, p. 878, 1855).

(3) *Des mucilages chez les Malvacées, le Tilleul, les Sterculiées, les Cactées et les Orchidées indigènes* (*Adansonia*, t. VII, 1866-67).

(4) *Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane*, p. 150, 1877.

produits visibles de différenciation, qu'on n'y trouve aucune formation transitoire de chlorophylle et d'amidon, que leur contenu se distingue ainsi des gommes et mucilages, produits secondaires de désorganisation.

Quant aux réservoirs lacuneux qui se présentent à un âge plus avancé, ils naissent du gonflement d'une ou de plusieurs cellules et le mucilage qu'ils renferment est dépourvu de structure ; la vérité est que ce produit présente souvent alors des plissements concentriques (pl. IV, fig. 4, 9 ; pl. V, fig. 21).

En 1877, M. de Lanessan (1) décrit et figure autour de certains vaisseaux ou groupes vasculaires du centre de la racine de l'*Althæa officinalis* des couches d'un véritable liège produit par un phellogène circulaire à divisions centripètes. Les nombreuses coupes de la racine de cette espèce et des autres Guimauves que j'ai observées ne m'ont montré rien de semblable.

MM. Flückiger et Hanbury (2) énumèrent les différentes substances contenues dans la racine de Guimauve officinale ; 2 pour 100 (racine sèche) de mucilage de composition $C^{12}H^{10}O^{10}$, une grande quantité d'amidon, de la pectine, du sucre de canne, des traces d'huile grasse, du tanin (seulement dans les couches extérieures de l'écorce), de l'asparagine.

M. Moeller (3), dans son anatomie de l'écorce, consacre un chapitre à la structure du liège (*Aussenrinde*), du parenchyme cortical (*Mittelrinde*) et du liber (*Innenrinde*) des Malvacées (*Columniferæ*). Les genres qu'il a étudiés sont peu nombreux : *Hibiscus* et *Lavatera* chez les Malvées, *Tilia* et *Luhea* chez les Tiliacées, *Sterculia*, *Dombeya*, *Guazuma*, *Adansonia*, *Bombax* chez les Sterculiacées qu'il réunit aux Bombacées : en tout neuf genres et douze espèces. Le tableau synoptique des genres qui résume le travail est dressé d'après les caractères les plus saillants : présence ou absence de cristaux et de ma-

(1) *Bulletin de la Soc. Linnéenne*, 1877.

(2) *Histoire des drogues simples d'origine végétale*, traduction de Lanessan, 1878.

(3) *Anatomie der Baumrinden*, 1882.

cles autour des faisceaux fibreux du liber et dans les rayons médullaires ; nombre de plaques grillagées sur les cloisons terminales obliques ou horizontales des tubes criblés, grandeur et épaisseur des parois des éléments, forme plus ou moins régulière des faisceaux fibreux. L'auteur désigne tous les appareils gommeux par la même dénomination (*Schleimschläuche*), les canaux si remarquables des Sterculiacées échappant à ses observations.

M. Moeller n'a vu le liège se former aux dépens de l'épiderme que chez le *Sterculia inops;* comme on le verra dans la suite, ce serait un tort d'en conclure que toutes les autres espèces de Malvacées doivent leur tissu subéreux à la première assise sous-épidermique ; si cela est vrai pour l'*Hibiscus syriacus* étudié par l'auteur, cela cesse de l'être pour d'autres *Hibiscus*, pour la plupart des Urénées. J'aurai l'occasion de citer souvent le travail de M. Moeller à propos de quelques-unes des espèces qu'il a étudiées.

M. Van Tieghem (1) attribue la masse gommeuse qui remplit les cellules mucilagineuses des Malvacées à la gélification des couches internes de la membrane ; il distingue ces cellules et les réservoirs qu'elles forment par leur réunion des vrais canaux gommeux médullaires de la tige et du pétiole des Sterculiacées ; il donne sur le mode de formation et de distribution des canaux des détails d'une grande précision, fait justement remarquer qu'ils sont caractéristiques de certaines tribus : Sterculiées, Dombeyées, Hélictérées et manquent chez les *Hermannia*, *Mahernia*, *Buettneria*, *Rulingia*, *Lasiopetalum*, *Thomasia*, il signale leur absence constante de la racine (2).

La communauté de structure, la conformité de l'organisation florale lui semblent justifier la réunion des trois anciennes familles des Malvacées (y compris les Bombacées), Tiliacées

(1) *Traité de botanique*, p. 573, 1882.

(2) Van Tieghem, *Sur les canaux à gomme des Sterculiacées* (*Bull. de la Soc. de Bot.*, 2[e] série, t. VII, p. 11) et *Second mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Ann. des sc. nat., 7[e] série, I).

et Sterculiacées, en une seule famille divisée en trois tribus.

Dans son Traité de botanique, M. Van Tieghem décrit le mode de formation des poils en bouquet des Malvacées (p. 639); il signale dans le Tilleul la production annuelle de deux bandes fibreuses libériennes séparées par des bandes molles, où les couches de tubes criblés alternent avec des couches parenchymateuses (p. 785); il décrit et figure la racine de l'*Althæa officinalis*, dont la gomme est dissoute dans le suc cellulaire (p. 537, 721).

M. Morot (1) décrit le péricycle du *Sparmannia africana* comme composé d'îlots fibreux constituant une sorte de réseau dont les mailles sont remplies par des éléments parenchymateux; ces îlots sont épars à la périphérie du cylindre central, et l'auteur n'indique pas leur rapport avec les faisceaux libériens.

M. Strasburger (2) prend le *Tilia parvifolia* comme type de la tige des Dicotylédones; il donne une description anatomique complète et très détaillée de tous les tissus, et en figure les éléments dissociés (3). Il considère les bandes de péricycle opposées aux faisceaux libériens cunéiformes comme « des cordons de sclérenchyme primaire composés d'éléments semblables aux fibres libériennes secondaires ».

M. Gérard (4) définit très exactement les différents réservoirs gommeux des Malvacées : les Malvées, les Tiliacées et les Bombacées possèdent des cellules mucilagineuses qui, lorsqu'elles sont voisines, perdent souvent leur paroi et se confondent en une petite lacune ou glande *lysigène* servant de réservoir au produit. Les canaux des Sterculiacées appartiennent au type des glandes *schizogènes*, à sécrétion interpariétale.

(1) Morot, *Recherches sur le péricycle*, p. 255, pl. XI, fig. 19, 1886.

(2) *Manuel technique d'anatomie végétale*, traduction de M. Godfrin, 1886, p. 133 et suivantes.

(3) Fig. 52, p. 138.

(4) *Traité pratique de micrographie*, p. 157, 1887.

CHAPITRE II

TRIBU DES MALVÉES

Les Malvées sont caractérisées morphologiquement par leurs étamines concrescentes en un tube et par leurs anthères à une loge. Elles se subdivisent en six sous-tribus : *Eumalvées*, *Sidées*, *Abutilées*, *Urénées*, *Malopées*, *Hibiscées*.

§ 1er. — EUMALVÉES.

Les Eumalvées se distinguent des autres Malvées par leurs ovules ascendants, solitaires dans des carpelles verticillés.

Malva.

Les *productions épidermiques* des *Malva* sont nombreuses, surtout sur les tiges très jeunes ; elles appartiennent aux deux types suivants :

1° *Poils unicellulaires* coniques, de longueur très variable, à paroi épaisse et cutinisée ; ils sont parfois portés par une émergence du tissu sous-épidermique. Lorsque plusieurs de ces poils naissent de cellules tangentes, ils deviennent indépendants au-dessous de l'épiderme et forment des *poils en bouquet ou en pinceau* (pl. IV, fig. 3).

2° *Poils articulés terminés par une tête massive.* — Ils ont pour origine une seule cellule épidermique, qui se cloisonne transversalement, et dont le segment externe, d'abord sphérique (pl. IV, fig. 1), par cloisonnement dans deux plans perpendiculaires, donne une tête massive, parfois allongée en fuseau (pl. IV, fig. 2).

Pour former un appareil stomatique, un élément épidermique ordinaire prend une, deux, trois cloisons obliques ; le plus interne des segments ainsi formés donne les deux cellules stomatiques ; celles-ci sont entourées des autres segments réniformes à hile intérieur (pl. IV, fig. 3).

Les cellules épidermiques de certaines espèces : *M. oxyacanthoides*, *M. rotundifolia*, *M. limensis*, renferment en dissolution, dans le suc cellulaire, de l'acide tannique et une matière colorante rouge brun.

L'*écorce* est formée d'un parenchyme d'épaisseur variable, coupé transversalement par un anneau de collenchyme.

1° *Parenchyme sous-épidermique.* — Il est formé d'une à trois assises de cellules renfermant des corps chlorophylliens, et de l'amidon. Certains éléments appartenant à l'assise la plus interne deviennent *gommeux : M. alcea*, *M. crispa*, *M. rotundifolia*, *M. sylvestris*, *M. oxyacanthoides* (pl. IV, fig. 4). La gomme est produite par gélification partielle de la paroi interne qu'elle tapisse ; sa masse, qui remplit presque complètement la cavité cellulaire, est striée concentriquement et emprisonne un reste de protoplasma (pl. IV, fig. 4). La première assise sous-épidermique donne naissance, par divisions centripètes, à un parenchyme subéreux, dont la partie subérifiée est riche en tanin et en substance rouge brun : *M. capensis*, *M. oxyacanthoides*, *M. limensis* (pl. IV, fig. 4).

2° *Anneau collenchymateux.* — Des coupes pratiquées à partir du point végétatif permettent d'en suivre la différenciation, de voir comment les méats formés pendant l'allongement intercalaire de l'entre-nœud sont bientôt comblés par l'épaississement intérieur et extérieur des parois, comment cet épaississement est en partie résorbé dans une tige adulte, ce qui fait reparaître les méats. Les éléments, rectangulaires en coupe longitudinale, sont trois ou quatre fois plus longs que larges ; seulement chez les *M. oxyacanthoides*, *M. crispa*, quelques-uns sécrètent de la gomme.

3° Le parenchyme profond compte 2-6 assises de grands éléments sériés obscurément, suivant la tangente ; il renferme des mâcles radiées d'oxalate de chaux en petit nombre, des cellules gommeuses en nombre variable : 40, *M. oxyacanthoides ;* 20, *M. limensis ;* 8-12, *M. crispa*, *M. capensis*, *M. rotundifolia*. Ces éléments peuvent faire complètement défaut : *M. moschata*, *M. alcea*, *M. nicæensis*, *M. sylvestris*.

A mesure que la tige vieillit, les cellules gommeuses s'allongent tangentiellement; il arrive souvent que, pendant cet allongement, deux ou trois éléments tangents latéralement gélifient complètement les cloisons communes et se fusionnent en un *réservoir lacuneux* (pl. IV, fig. 4) ou *poche lysigène*. Tous les réservoirs sont plongés dans une bande circulaire sous-collenchymateuse d'éléments écrasés par la compression du liber.

L'endoderme des tiges très jeunes se distingue nettement, grâce à l'amidon contenu dans ses éléments à parois radiales non plissées. Plus tard, ce caractère s'atténue ou s'efface : l'amidon disparaît ou envahit le parenchyme cortical sus-jacent.

Cylindre central. — Une coupe transversale pratiquée à une faible distance du point végétatif montre des massifs elliptiques rangés en cercle contre l'endoderme, saillants dans la moelle. D'autres massifs moins volumineux, sans saillie intérieure, sont intercalés entre eux, avec interposition de rayons médullaires. Chacun des massifs principaux est partagé en bandes radiales par 2 à 4 rayons médullaires terminés par une sorte de chapiteau dû à la division radiale de l'élément supérieur. Rayons médullaires et endoderme sont formés d'éléments ayant la plus grande analogie quant à leurs dimensions et à leur contenu chlorophyllien. Ils forment ensemble des arcades enveloppant les bandes rayonnantes (pl. IV, fig. 5). Chacune de ces bandes est constituée par un faisceau libéro-ligneux surmonté d'un arc de péricycle entièrement mou comme le liber. Les éléments péricycliques sont polygonaux à la section; leurs parois, très réfringentes, possèdent des épaississements collenchymateux; sur une coupe longitudinale ils se montrent allongés, terminés en pointe obtuse. Étudions maintenant, dans une tige adulte, le produit de la différenciation et de l'accroissement de chacune des parties constitutives des massifs.

Péricycle. — Chez tous les *Malva* adultes, le péricycle est constitué par des bandes fibreuses épaisses de 4-7 éléments, allongées suivant la tangente, séparées par d'autres bandes

parenchymateuses deux à quatre fois plus allongées dans le même sens. Les bandes fibreuses sont superposées aux groupes libériens ; les bandes de parenchyme forment l'extrémité supérieure des rayons médullaires principaux. Les premières sont divisées en petits massifs par l'extrémité parenchymateuse des rayons médullaires étroits qui sillonnent les groupes libéro-ligneux. Ces bandes de péricycle sont le plus souvent irrégulières, entaillées sur leurs bords supérieur et inférieur par des éléments restés mous ; de plus, certaines cellules des rayons médullaires étroits se différencient en fibres (pl. VI, fig. 25). Quand on suit la marche de la différenciation des massifs péricycliques décrits plus haut, on voit les épaississements collenchymateux signalés se résorber, laissant de petits méats. L'élément a alors atteint sa longueur définitive et est terminé en pointe aux deux extrémités. Puis il épaissit intérieurement ses parois en se sclérifiant graduellement ; sa section arrondie devient peu à peu polygonale par compression ; les méats disparaissent ou s'atténuent, la fibre est tout à fait constituée. Tous ces changements s'accomplissent dans le sens centripète.

Liber. — Si nous pratiquons une coupe transversale dans une tige adulte de *Malva crispa*, nous voyons un liber très développé, partagé en massifs triangulaires dont la base correspond au cambium et dont le sommet tronqué est occupé par une bande fibreuse du péricycle. Entre ces massifs libériens se trouvent d'autres triangles orientés inversement, c'est-à-dire dont le sommet, tourné en bas, correspond à la zone génératrice (pl. VI, fig. 25-27) ; ils sont produits par l'élargissement des rayons médullaires. Ces deux sortes de triangles ont des bases de largeur très variable ; ils forment ensemble une zone circulaire épaisse de 1 millimètre environ dans une tige de 1 centimètre de diamètre.

En direction radiale chaque triangle libérien est partagé en bandes par 1-2...5 rayons médullaires étroits ne comptant que 1-2 rangées de cellules dans toute leur étendue, s'élargissant cependant un peu parfois à leur extrémité ; ils déterminent une stratification radiale très nette.

En direction tangentielle, ces triangles sont formés de bandes alternativement molles et scléreuses. Les bandes molles sont formées : 1° de tubes criblés ayant au plus 25 μ de diamètre, avec des parois transverses obliques présentant plusieurs petits cribles ; ils occupent le milieu de chaque bande ; 2° d'un parenchyme tangent aux bandes scléreuses. Tubes criblés et cellules libériennes forment des séries radiales de 3-5 éléments.

Un seul élément entre dans la composition des bandes scléreuses, c'est la fibre libérienne à section polygonale, à paroi très épaisse bien sclérifiée.

Cette alternance des bandes molles et scléreuses détermine une stratification horizontale très nette.

Le nombre des strates s'accroît graduellement ; mais cet accroissement est irrégulier et ne peut donner que des indications vagues sur l'âge de la tige. De plus, le nombre des bandes n'est pas le même dans toutes les parties d'une même coupe : ainsi dans une tige de *Malva crispa* ayant 1 centimètre de diamètre on compte de sept à dix strates fibreuses à la même hauteur.

La genèse de ce tissu secondaire est facile à observer. Le cambium produit à l'extérieur et d'une façon alternative une couche de liber mou et une couche de fibres ; les couches les plus jeunes repoussent les couches anciennes vers l'écorce. Les fibres libériennes se différencient, comme les éléments analogues du péricycle, en direction centripète.

Les rayons médullaires triangulaires sont formés dans leur partie profonde et étroite de 4-8 rangées de cellules à section rectangulaire, à paroi mince non sclérifiée. L'élargissement progressif est dû au cloisonnement radial des éléments formant les rangées médianes précédemment allongées suivant la tangente. Les rangées marginales, qui conservent leurs dimensions, repoussées à droite et à gauche, s'accolent aux massifs libériens. Quelques-uns de ces rayons renferment une, plus rarement deux poches lysigènes gommeuses analogues à celles de l'écorce, formées de la même façon, bordées d'éléments plus

ou moins déformés par la compression du mucilage. Ces réservoirs ont, comme ceux de l'écorce, une section ovale dont le grand axe tangentiel atteint parfois une longueur de 500 μ (pl. V, fig. 16).

Des macles d'oxalate de chaux, peu nombreuses, s'observent surtout dans la partie profonde des rayons médullaires élargis. Elles sont plus rares dans les rayons étroits, excessivement rares dans le parenchyme libérien.

Le liber des autres *Malva* a une organisation semblable à celle qui vient d'être décrite chez le *M. crispa;* cependant certaines Mauves présentent des particularités caractéristiques des espèces.

Le nombre des strates est moins considérable dans les tiges adultes des espèces herbacées; de plus, ces espèces ne produisent pas de réservoirs gommeux dans les rayons médullaires peu élargis. Je n'ai observé ces appareils que dans les *M. crispa* et *M. capensis.*

Le *M. oxyacanthoides*, qui possède un grand nombre de cellules et réservoirs gommeux dans l'écorce, est la seule espèce dont le parenchyme libérien renferme de petites cellules à mucilage vermiculé.

Bois. — Il est sillonné de rayons médullaires de deux sortes : les uns, qui ne comptent que trois rangées d'éléments près de la moelle, s'élargissent graduellement et en comptent 8-10 près du cambium; ils prennent tous une forme triangulaire dans le liber; les autres restent composés de 1-2 rangées d'éléments de la moelle à l'écorce. L'élément qui domine dans les compartiments est la fibre ligneuse; les vaisseaux ont 75 μ de diamètre maximum; ils portent de larges ponctuations aréolées; ils forment avec des vaisseaux fermés et du parenchyme ligneux des massifs épars dans la masse fibreuse. Ces caractères se maintiennent assez constants chez toutes les Mauves.

Moelle. — Elle est très développée, excepté chez le *M. capensis;* ses éléments polygonaux se sclérifient de bonne heure de la périphérie au centre. Chez les *M. crispa*, *M. limensis*, *M. capensis*, une vaste lacune produite par dissociation occupe

le centre. Des cellules gommeuses et des poches lysigènes sont éparses dans ce tissu, nombreuses chez le *M. oxyacanthoides*, plus rares chez les *M. capensis*, *M. limensis;* elles manquent chez les autres espèces observées. L'amidon envahit les deux ou trois assises périphériques. Des macles radiées se rencontrent çà et là.

Pétiole. — Le pétiole, coupé en son milieu, montre un nombre de faisceaux variable avec les espèces: 4, *M. oxyacanthoides*, *M. limensis;* 6, *M. rotundifolia;* 7, *M. alcea;* 8, *M. crispa*. Bien que ces faisceaux forment une courbe circulaire fermée, la symétrie bilatérale est évidente. Chacun d'eux est limité par un arc d'endoderme amylifère recouvrant un péricycle à fibres peu épaissies faiblement lignifiées.

L'épiderme et les poils, le parenchyme extérieur ont la plus grande analogie avec les tissus analogues de la tige. Le parenchyme, divisé en trois zones concentriques, contient des cellules et des poches lysigènes gommeuses, des macles. Seul le parenchyme intérieur du *M. oxyacanthoides* renferme quelques cellules gommeuses éparses.

Tout près du limbe, la structure du pétiole subit les deux modifications suivantes: 1° les faisceaux se rapprochent, se soudent en un cercle de petit diamètre; 2° les éléments du péricycle, du liber, les rayons médullaires et même le parenchyme ligneux prennent des épaississements collenchymateux qui disparaissent bientôt quand les faisceaux se sont épanouis dans le limbe.

Limbe. — La structure du limbe est nettement bifaciale (hétérogène asymétrique) chez tous les *Malva*. Chez le *M. oxyacanthoides*, l'épiderme supérieur est formé de grands éléments dont la moitié environ sont divisés en deux parties inégales par une cloison tangentielle; le segment inférieur rempli de gomme est très grand, saillant dans le tissu palissadique; les cellules épidermiques non divisées peuvent donner naissance à des poils peu nombreux, semblables à ceux de la tige.

L'épiderme inférieur, à éléments plus petits, souvent di-

visés, porte des stomates entourés de deux, trois, quatre petites cellules annexes en forme de rein (pl. IV, fig. 3) et des poils nombreux. Le tissu palissadique est formé d'une seule assise d'éléments larges et peu allongés. De petites cellules gommeuses sphériques et quelques macles sont éparses dans le tissu lacuneux. Les faisceaux des nervures sont entourés complètement d'un endoderme circulaire; le péricycle, constitué par des éléments fibriformes plus ou moins différenciées, forme deux arcs opposés au bois et au liber.

Le limbe des autres Mauves a même structure; les éléments gommeux sont plus rares dans l'épiderme, absents dans le mésophylle; chez le *M. sylvestris*, la gomme est contenue seulement dans certaines cellules épidermiques non segmentées, saillantes intérieurement.

Althæa.

La structure de la tige et de la feuille des *Althæa* ressemble par ses points essentiels à celle des mêmes organes chez les *Malva*. Les productions épidermiques sont les mêmes dans les deux genres, mais l'*A. officinalis* porte quelques rares poils simples coniques articulés. Le parenchyme sous-épidermique compte jusqu'à six assises d'éléments : *A. officinalis*, *A. cannabina*, *A. narbonnensis;* il est très riche en cellules gommeuses, souvent bordées d'éléments dont les parois se dissocient par gommification (pl. IV, fig. 7) et en macles. Dans l'*A. rosea* le collenchyme est formé de quatorze assises d'éléments; il ne renferme jamais, comme chez les Mauves, des éléments gommeux et des macles. Le parenchyme profond est aussi très épais; il compte jusqu'à quinze assises : *A. officinalis;* il débute, comme chez les *Malva*, par une zone écrasée formant transition entre le collenchyme et le parenchyme proprement dit, grâce à de faibles épaississements aux angles des éléments; cette zone renferme un très grand nombre de réservoirs à gomme chez tous les *Althæa*, sauf l'*A. cannabina*. Ces appareils dérivent de cellules gommeuses, qui commencent

à se montrer à une très faible distance du point végétatif, et dont le nombre s'accroît peu à peu avec l'âge. Les éléments analogues du parenchyme sous-épidermique se forment un peu plus tardivement. Le parenchyme proprement dit est très riche en macles, que l'on rencontre également dans l'endoderme.

En résumé, *l'écorce des Guimauves est plus développée que celle des Mauves ; elle renferme plus de macles et de réservoirs gommeux; ces derniers ne se développent jamais dans le collenchyme.*

Les massifs fibreux du péricycle sont volumineux, très découpés sur leurs bords supérieur et inférieur.

Le liber est très nettement stratifié; le parenchyme des bandes molles ne produit jamais de gomme; les rayons médullaires sont riches en macles et en appareils gommeux : cellules à contenu abondant, vermiculé, ou poches lysigènes parfois très grandes dans les parties élargies. Les deux espèces *A. ficifolia* et *A. narbonnensis* font exception : les rayons médullaires libériens, très pauvres en gomme, sont excessivement riches, tantôt en macles, tantôt en amidon.

Le bois secondaire diffère peu anatomiquement de celui des *Malva*. La moelle est, comme l'écorce, très développée, riche en macles et en cellules gommeuses; ces derniers éléments, d'abord polygonaux et d'un petit diamètre, plus tard arrondis et agrandis, occupent, à la périphérie de la moelle, l'intervalle entre les pointes ligneuses principales (*A. rosea*, *narbonnensis*). Chez l'*A. taurinensis*, la gomme et les macles sont renfermées dans de petites cellules éparses polygonales, formant le centre d'une rosette d'éléments plus grands. Le centre de la moelle de l'*A. officinalis* est occupé par une lacune formée de bonne heure par dissociation.

Racine. — C'est dans le liber et le bois secondaires de la racine qu'il faut chercher la caractéristique du genre *Althæa*.

Comme dans la racine des *Malva*, le liber est stratifié et compte toujours un plus grand nombre de bandes fibreuses que la tige de même âge; dans les deux genres aussi, la stratifi-

cation est obscure, les massifs fibreux de faibles dimensions. Mais le liber des *Althæa*, et particulièrement de l'*A. officinalis*, se distingue par un développement exagéré du parenchyme des bandes molles. Les grands éléments de ce parenchyme qui bordent les massifs fibreux sont complètement remplis d'amidon en gros grains subovales, dont le grand axe peut atteindre 15 μ, sans hile et lignes d'accroissement visibles. Ceux qui occupent, avec les tubes criblés, le milieu des bandes molles peuvent contenir ou des macles ou de la gomme ; les cellules gommeuses ont un aspect particulier : elles sont de mêmes dimensions que les éléments ambiants; leur mucilage est dissous dans le suc cellulaire, il forme une bande tapissante très épaisse, détachée de la paroi en certains points, ne laissant qu'un vide étroit au centre (pl. IV, fig. 6). Ces cellules sont souvent accolées sans gélification de la paroi de séparation.

Le bois secondaire est presque entièrement formé d'un parenchyme mou, dans lequel sont épars quelques massifs vasculaires et fibreux de faible dimension, fortement lignifiés, où les vaisseaux ouverts, ponctués aréolés, d'un diamètre maximum de 90 μ, dominent. Il est sillonné par des rayons médullaires excessivement riches en amidon dans toute leur étendue, même dans la zone génératrice ; leur direction ondulée dans la région ligneuse se rectifie dans la région libérienne; ils partent de la périphérie d'une masse centrale bien lignifiée qui représente le bois primaire.

Le parenchyme ligneux, comme le parenchyme libérien, est rempli d'amidon quand il entoure les massifs vasculaires ; ailleurs il renferme des cellules maclées et gommeuses, ces dernières très nombreuses et semblables à celles du liber.

Quant à l'écorce secondaire, elle est remarquable par la richesse de son contenu en amidon et en macles.

Ces caractères se conservent en s'atténuant dans la racine des autres Guimauves : *A. narbonnensis*, *A. rosea*, *A. taurinensis*, etc.; le parenchyme ligneux des compartiments est moins abondant ; il renferme moins de cellules gommeuses.

Les parties lignifiées du bois sont plus développées et forment des bandes circulaires alternant avec d'autres bandes parenchymateuses.

Feuilles. — Leur structure diffère peu de celle des Mauves ; les différences d'ordre secondaire correspondent à celles signalées dans la tige. Les deux épidermes du limbe portent surtout des poils en bouquet à branches courtes ; certains de leurs éléments sécrètent de la gomme sans se diviser. L'unique assise de palissades est formée d'éléments très allongés, souvent divisés transversalement.

Lavatera.

Les caractères morphologiques des *Lavatera* le font considérer, tantôt comme une simple section des *Malva*, tantôt comme une section des *Althæa*, tantôt comme constituant un genre particulier. Voyons quelle place leur assigne l'anatomie comparée.

L'écorce de la tige et le parenchyme extérieur du pétiole renferment deux cercles de cellules gommeuses (*L. olbia*) ; un seul cercle dans le parenchyme profond (*L. cretica*) ; enfin ces tissus ne produisent point de gomme (*L. trimestris*); cette variation a été déjà signalée chez les *Malva*. Les éléments gommeux manquent dans la moelle et le parenchyme pétiolaire intérieur. A l'exception du *L. trimestris* qui, comme le *M. nicæensis*, ne produit de gomme dans aucun de ses tissus, le limbe foliaire renferme de rares cellules à gomme, segments internes d'éléments épidermiques divisés. Ce dernier caractère rapproche encore les Lavatères des Mauves et les éloigne des Guimauves ; mais les affinités naturelles de ces plantes ressortent surtout de l'anatomie de leur racine, laquelle manque complètement de ce parenchyme anormal libérien et ligneux, riche en gomme et en amidon.

Nous sommes ainsi amenés à considérer les *Lavatera* comme constituant un genre voisin des *Malva*.

Napæa.

Ce genre se rapproche surtout des *Althæa* par sa structure. Les poils, qui font défaut ou sont extrêmement rares sur la tige et le pétiole, sont au contraire très nombreux sur les deux épidermes du limbe. L'écorce renferme deux cercles de cellules gommeuses (*N. scabra*) ou un seul cercle (*N. lævis*) ; les macles sont aussi nombreuses que chez les *Althæa;* toutes les parties du cylindre central rappellent ce dernier genre. La moelle du *N. scabra* présente une anomalie curieuse ; elle est très développée et renferme une cinquantaine de cellules gommeuses polygonales éparses, plus nombreuses à la périphérie ; elle fournit aux pointes ligneuses saillantes un arc fibreux très épais. Deux de ces arcs renferment un faisceau concentrique à liber intérieur.

La racine du *N. scabra* présente une grande analogie avec celle de l'*Althæa officinalis*, c'est-à-dire que le liber et le bois secondaires sont surtout formés d'un parenchyme très riche en amidon, en gomme et en macles. Les éléments à suc cellulaire gommeux se rencontrent ici, à la fois dans les larges rayons médullaires et dans le parenchyme des compartiments ligneux et libériens. Les petits massifs fibreux, formés d'éléments à paroi peu épaissie, incomplètement sclérifiée, sont épars dans la région libérienne exceptionnellement développée, sillonnée de rayons médullaires à trajet sinueux. Les quatre faisceaux ligneux primaires forment, au centre des productions secondaires, une masse quadrangulaire dépourvue de moelle.

La racine du *N. lævis* présente les mêmes caractères essentiels ; mais le liber et le bois sont moins parenchymateux et moins riches en gomme et en macles.

La feuille du *N. scabra* atteint de très grandes dimensions ; son pétiole, qui peut avoir un centimètre de diamètre, possède un cercle libéro-ligneux continu entourant une moelle volumineuse riche en cellules gommeuses et en macles ; le centre de cette moelle est occupé par un faisceau bicollatéral dont le

liber intérieur tient enfermé un massif de fibres péricycliques. Le pétiole du *N. lævis* a des dimensions et une structure normales ; ses six faisceaux sont rangés en cercle mais restent distincts ; ils ne deviennent tangents que tout près du limbe.

L'épiderme supérieur du limbe divise parfois ses éléments pour donner naissance à des cellules à gomme ; ces éléments sont très rares dans le mésophylle et manquent dans l'épiderme inférieur.

En résumé les *Napæa* doivent être rapprochées des *Althæa*, et les *Lavatera* des *Malva*.

RÉSUMÉ.

Les caractères anatomiques des Eumalvées peuvent se résumer ainsi.

Le *liber secondaire* de la tige, très développé, est divisé en compartiments triangulaires par les principaux rayons médullaires élargis graduellement ; chaque compartiment est stratifié, c'est-à-dire formé de bandes tangentielles alternativement molles et fibreuses ; le nombre des bandes fibreuses annuelles est variable : deux en moyenne, cinq au maximum. La stratification du liber secondaire de la racine est moins nette ; les bandes fibreuses, dont il peut se former jusqu'à huit la première année, sont fragmentées par les rayons médullaires en petits massifs irréguliers.

Des *cellules gommeuses* et des *poches lysigènes* sont fréquentes : dans la *tige*, où elles apparaissent de bonne heure dans l'ordre suivant : 1° parenchyme profond de l'écorce ; 2° parenchyme sous-épidermique ; 3° moelle ; 4° rayons médullaires libériens ; dans la *feuille*, où elles occupent les parenchymes extérieur et intérieur du pétiole, le mésophylle et le segment interne des cellules épidermiques. Ces éléments sécréteurs se rencontrent rarement dans le parenchyme des bandes molles libériennes (*M. oxyacanthoides*) ; ils peuvent manquer complètement (*Lavatera trimestris*, *Malva nicæensis*).

Les *macles* et les *cristaux rhomboédriques* d'oxalate de

chaux, les premières plus fréquentes, se rencontrent dans tous les tissus, l'épiderme et le bois exceptés.

L'*amidon* se présente sous forme de grains sphériques à stries invisibles, d'un diamètre égal à 8-15 μ, souvent agrégés au nombre de deux à cinq.

Pour former les *stomates*, une cellule épidermique se cloisonne une, deux, trois fois et le segment le plus interne devient cellule-mère (pl. IV, fig. 3).

Les *productions de l'épiderme* sont : 1° des poils unicellulaires simples, coniques, à paroi mince ou épaisse ; 2° des poils en bouquet ; 3° des poils articulés à la base, massifs au sommet, parfois fusiformes ; 4° des poils coniques articulés beaucoup plus rares.

Les *faisceaux pétiolaires* indépendants, au nombre de quatre à douze, contractent des adhérences près du limbe.

La structure du *limbe* est bifaciale.

L'*écorce* est constituée par trois zones parenchymateuses concentriques, comprises entre l'épiderme et l'endoderme : 1° un parenchyme sous-épidermique qui compte une à six assises, dont la première donne naissance au liège ; 2° un collenchyme dont certaines cellules (seulement chez les *Malva*) peuvent contenir de la gomme ; 3° un parenchyme profond, riche en cellules et poches lysigènes gommeuses entourées d'éléments écrasés.

Le *péricycle* primaire, entièrement mou, se différencie en bandes fibreuses opposées aux triangles libériens ; la différenciation, qui se fait dans le sens centripète, n'atteint pas tous les éléments des bandes.

Les *Althæa* et les *Napæa* se distinguent des autres genres : 1° par la présence de très nombreux éléments à suc cellulaire gommeux dans le bois et le liber très parenchymateux de leur racine ; 2° par le grand développement de l'écorce de leur tige ; 3° par l'extrême abondance de la gomme et de l'oxalate de chaux.

Les *faisceaux primaires* sont au nombre de quatre.

§ 2. — SOUS-TRIBU DES SIDÉES.

Les Sidées se distinguent morphologiquement des Eumalvées par leurs ovules solitaires *suspendus*.

Anoda.

Chez les *Anoda* et chez les Sidées en général, les cellules gommeuses sont, à tous les âges, de forme *sphérique;* leur contenu est abondant, très réfringent, strié concentriquement; au début, il forme un revêtement pariétal qui augmente peu à peu d'épaisseur, refoule au centre de la cellule le protoplasma bientôt réduit à une masse granuleuse de forme étoilée (pl. IV, fig. 9, 9', 10, 10'). Ces éléments gommeux sont très nombreux, disposés en un seul cercle dans la zone écrasée de l'écorce et dans le parenchyme extérieur du pétiole; la moelle en est assez riche (*A. hastata*, *A. crenata*), surtout à la périphérie. Parfois deux ou plusieurs cellules superposées longitudinalement gélifient leurs parois transversales et donnent ainsi naissance à des poches lysigènes allongées (pl. IV, fig. 9, 9', 10, 10'). Ces réservoirs gommeux sont limités latéralement (pl. IV, fig. 10) par des cellules à membrane sclérifiée, excepté sur la paroi de bordure, laquelle est en voie de gélification, ne se colore pas par l'iode et est tapissée intérieurement par une bande gommeuse.

Le limbe est remarquablement riche en cellules à gomme, allongées dans le tissu palissadique, sphériques dans le tissu lacuneux et l'épiderme (pl. V, fig. 11).

Le liber se distingue par une stratification très nette, par le grand nombre des bandes fibreuses annuelles (cinq au maximum) et par la forme bien régulière des masses triangulaires libériennes et parenchymateuses; ces dernières sont dépourvues des énormes réservoirs lacuneux observés chez les Eumalvées, mais elles sont parsemées de cellules gommeuses sphériques analogues à celles de l'écorce.

Le bois de la tige et de la racine est formé de bandes circulaires alternativement fibreuses et parenchymateuses. — Les

poils les plus répandus sont en bouquet ; ils sont accompagnés de poils fusiformes très nombreux, signalés comme une exception chez le *Malva oxyacanthoides*. — Les stomates, construits comme ceux des *Malva*, sont situés au sommet d'une petite émergence.

Sida.

La structure générale des espèces étudiées les rapproche des *Anoda*. Le *Sida pulchella*, dont l'anatomie présente des différences assez sensibles avec celle des autres *Sida*, développe deux cercles gommeux dans l'écorce ; l'un occupant le parenchyme profond ; l'autre, placé dans un collenchyme remarquable, dont les éléments forment des séries tangentielles très régulières, se détachant facilement les unes des autres en produisant des lignes moniliformes. C'est encore à titre exceptionnel que cette espèce offre des cellules gommeuses dans le tissu palissadique et n'en renferme pas dans le tissu lacuneux.

Le *S. Abutilon* présente une autre particularité : la tige et le limbe sont dépourvus d'éléments à gomme, tandis que le pétiole en renferme quelques-uns dans le parenchyme central.

Le liège se développe de bonne heure aux dépens de la première assise sous-épidermique ; le *Sida pulchella* fait encore exception, car ce sont les cellules épidermiques qui se segmentent pour donner le tissu subéreux.

Cristaria.

Le *Cristaria glaucophylla* se rapproche des *Anoda* par la structure du bois, du liber, du pétiole, la forme sphérique et la distribution des cellules gommeuses, la légère émergence supportant les stomates ; il s'en distingue par la nature des poils et la structure du limbe.

Les poils sont de deux sortes : 1° poils fusiformes ; 2° poils *encriniformes* formés d'un pied massif, cylindrique, émergence du parenchyme sous-jacent, terminé par une sorte de tête due à la concrescence de la partie basilaire de branches coniques divergentes (pl. VII, fig. 38).

Le limbe est très riche en grosses cellules gommeuses sphériques remplissant presque complètement une bande incolore médiane, au-dessus et au-dessous de laquelle les tissus palissadique et lacuneux sont riches en chlorophylle et en amidon. Les deux épidermes, qui portent les poils décrits plus haut, contiennent aussi des éléments gommeux.

Hoheria.

Le *Hoheria angustifolia* appartient évidemment au groupe des Sidées : le liber de la tige est très développé, très riche en fibres, nettement stratifié; le bois secondaire contient des zones annulaires parenchymateuses qui y déterminent avec d'autres zones fibreuses une sorte de stratification ; les éléments gommeux sont sphériques, les macles sont rares.

Mais l'absence de poils, la structure des feuilles, certaines particularités anatomiques du bois nous fourniront des caractères spéciaux.

Au-dessous de chacun des deux épidermes du limbe foliaire, on trouve une assise de grands éléments alternant avec les cellules sus-jacentes. Le reste du mésophylle est un tissu lacuneux où sont éparses de nombreuses et grosses cellules gommeuses souvent réunies en poches lysigènes.

Tous les faisceaux du pétiole sont réunis en un arc ouvert en haut, plongé dans un parenchyme riche en éléments sécréteurs.

Le bois secondaire offre une alternance remarquable de zones vasculaires, parenchymateuses et fibreuses ; ces dernières sont parfois presque aussi régulièrement disposées que les bandes libériennes. Les rayons médullaires sont larges, peu nombreux (cinq par millimètre), formés de cinq ou six rangées d'éléments rectangulaires très allongés radialement ; les rangées internes se continuent sans modification de la moelle à l'écorce ; les cloisons tangentielles des éléments marginaux sont obliques, parallèles entre elles de chaque côté, ce qui donne à l'ensemble du rayon une apparence pennée remar-

quable. Dans la région libérienne, les éléments marginaux s'allongent suivant la tangente, se cloisonnent, donnent les cellules gommeuses sphériques.

La moelle, comme chez les autres Sidées, est formée d'éléments à parois molles et contient quelques cellules à gomme.

RÉSUMÉ.

On peut résumer ainsi les caractères anatomiques des Sidées.

Leur structure générale les rapproche des Eumalvées.

Le liber est très nettement stratifié et produit jusqu'à cinq bandes fibreuses annuelles.

Les cellules gommeuses sont sphériques; elles forment un ou deux cercles dans l'écorce, se développent dans toutes les parties du limbe, sont peu nombreuses dans la moelle, où elles se réunissent parfois en *réservoirs allongés longitudinalement.*

Les macles sont rares.

Le bois secondaire est formé de zones circulaires alternativement fibreuses, vasculaires et parenchymateuses.

Les poils en bouquet et les poils fusiformes sont nombreux; les premiers sont supportés par une émergence cylindrique et prennent une forme d'encrine chez les *Cristaria.*

Le liège a pour origine la première assise sous-épidermique, excepté chez le *Sida pulchella*, où il est produit par l'épiderme.

§ 3. — SOUS-TRIBU DES MALOPÉES.

Les Malopées ont des carpelles réunis en capitule, des ovules solitaires et ascendants.

Kitaibelia.

La moelle du *K. vitifolia* renferme une vingtaine de cellules et poches lysigènes gommeuses éparses. Quelques poches sont à peu près isodiamétriques, bordées de grands éléments;

d'autres sont allongées longitudinalement, ont une lumière étroite, irrégulière, un trajet sinueux, et sont bordées de plusieurs assises d'éléments étroits provenant de la division de cellules normales (pl. V, fig. 12, 12').

L'écorce et le parenchyme pétiolaire extérieur contiennent deux cercles de cellules gommeuses ; l'un occupe le parenchyme sous-épidermique, l'autre, situé dans le parenchyme profond, est très riche en petites cellules sphériques.

Le liber secondaire développe dès la première année quatre bandes fibreuses nettement stratifiées, séparées par des bandes molles dont le parenchyme contient des cellules gommeuses.

Les rayons médullaires sont nombreux (dix-neuf par millimètre), les compartiments ligneux sont surtout formés de fibres à paroi très épaisse.

Les huit faisceaux du pétiole sont rangés en une courbe elliptique fermée ; la symétrie bilatérale est évidente.

Le limbe bifacial offre une assise palissadique à grands éléments très allongés séparés par des lacunes aérifères de même forme (pl. V, fig. 11), un tissu lacuneux étoilé dépourvu d'éléments à gomme, des cellules à mucilage dans les deux épidermes. Les appareils stomatiques, analogues à ceux des *Malva*, sont nombreux sur l'épiderme inférieur, plus rares sur l'épiderme supérieur.

Les productions épidermiques sont : 1° des poils unicellulaires très allongés ; 2° des poils fusiformes (pl. IV, fig. 2).

Le liège est produit aux dépens de l'assise sous-épidermique. L'oxalate de chaux est très peu abondant.

Malope.

La moelle du *M. stipulacea* est remarquable à cause des appareils gommeux qu'elle renferme. Ce sont des poches lysigènes, au nombre de 8-10, polygonales à la section, considérablement allongées; elles sont dues à la gélification des parois transversales de longues files longitudinales de cellules gommeuses ; grâce à leur trajet rectiligne, à leur contenu épais,

mamelonné, blanchâtre, on peut les suivre à l'œil nu sur une grande longueur dans les coupes longitudinales (pl. V, fig. 18). Les poches médullaires du *M. trifida* sont beaucoup moins allongées et moins régulières. Le parenchyme intérieur du pétiole contient trois de ces poches. Les cellules gommeuses corticales sont disposées comme chez les *Kitaibelia;* le liber, toujours riche en zones fibreuses bien stratifiées, ne produit pas de mucilage. Le limbe, construit comme dans le genre précédent, développe de nombreux éléments gommeux dans les tissus palissadiques et lacuneux. Les autres caractères anatomiques sont ceux des *Kitaibelia*.

Palava.

Le *P. rhombifolia* offre une grande analogie de structure avec les *Malope :* les poches lysigènes allongées sont au nombre de 3-6 dans la moelle, de 2-3 dans le parenchyme interne du pétiole. Cependant les productions épidermiques sont celles des *Malva;* les rayons médullaires ligneux prennent déjà une forme triangulaire bien nette et comptent jusqu'à dix rangées de grands éléments près de la zone génératrice.

RÉSUMÉ.

On peut assigner aux Malopées les caractères généraux suivants :

Des poches lysigènes allongées en pseudo-canaux se développent dans la moelle et le parenchyme interne du pétiole.

Les cellules gommeuses et les poches lacuneuses ordinaires forment deux cercles dans les parenchymes corticaux de la tige et du pétiole ; elles sont nombreuses dans le limbe, dont les éléments épidermiques restent entiers.

Le liber secondaire est riche en zones fibreuses bien stratifiées.

Le parenchyme palissadique foliaire est formé d'une seule assise de longs éléments séparés par des lacunes de même forme.

L'épiderme supérieur du limbe porte des stomates moins nombreux que sur l'épiderme inférieur.

Les poils unicellulaires très allongés sont les plus répandus.

Les macles radiées sont rares.

Le bois secondaire, peu compact, est formé surtout de fibres à parois peu épaissies.

Le liège est produit par la première assise sous-épidermique.

§ 4. — SOUS-TRIBU DES ABUTILÉES.

Les Abutilées sont surtout caractérisées par leurs ovules ascendants réunis en nombre variable dans des carpelles verticillés.

Abutilon.

L'épiderme et ses productions, les stomates, le liège, l'écorce, le péricycle et le liber ne se distinguent guère des tissus analogues des Eumalvées.

Les poils sont peu nombreux; les plus répandus sont ceux en pinceau à branches courtes; l'épiderme de la tige et du pétiole de l'*A. venosum* est glabre.

Le parenchyme sous-épidermique renferme quelques gros éléments presque complètement remplis par une masse mamelonnée, très réfringente, d'oxalate de chaux en voie de cristallisation; la forme cristalline apparaît parfois à la surface où le sel forme des angles saillants tapissés par le protoplasma.

Les cellules et poches lysigènes gommeuses sont distribuées comme chez les *Malva;* elles se rencontrent jusque dans les rayons médullaires libériens étroits (*A. venosum*).

L'endoderme, d'abord amylifère, contient des macles dans les tiges adultes (*A. vexillatum*, *A. striatum*).

Le liber produit généralement deux bandes fibreuses annuelles. Le bois, très dense, très fibreux, est coupé par des bandes circulaires d'un parenchyme amylifère avec de nombreux vaisseaux à ponctuations aréolées.

La moelle est riche en cellules gommeuses sphériques dans

les tiges très jeunes, polygonales dans une tige adulte, quand l'amidon emplit complètement les éléments ambiants.

Les faisceaux du pétiole sont rangés en cercle et conservent leur indépendance jusque près du limbe; les parenchymes extérieur et intérieur sont riches en éléments gommeux.

La gomme est aussi abondamment répandue dans l'épiderme et le mésophylle du limbe.

Wissadula.

L'épiderme du *W. periplocifolia* porte toutes les variétés de poils déjà signalées ; les plus remarquables sont encriniformes ; nous les retrouverons dans les autres genres du même groupe.

L'écorce, le liber ont un faible développement et ne fournissent pas de gomme. Les cellules gommeuses ne se rencontrent que dans la moelle, où elles ont la forme polygonale déjà constatée chez les *Abutilon*, dans l'épiderme supérieur du limbe et dans les deux parenchymes du pétiole; elles sont peu nombreuses.

Les macles font complètement défaut.

La feuille est construite comme celle des *Abutilon*.

Sphæralcea.

Le *Sp. umbellata* ne diffère guère des *Abutilon* que par deux particularités histologiques : le parenchyme des bandes molles libériennes développe de nombreuses petites cellules à gomme souvent superposées longitudinalement, donnant naissance, par résorption des parois transversales, à des poches lysigènes plus ou moins allongées; les tubes criblés qui occupent le milieu des bandes molles sont écrasés, terminés en pointe et ont subi un commencement de sclérification. L'épiderme porte les poils encriniformes caractéristiques du groupe.

Kidia.

Le *Kidia calycina* diffère peu de l'espèce précédente, dont il possède les poches gommeuses libériennes, les poils encriniformes; il se rapproche des *Abutilon* par ses cellules gommeuses polygonales médullaires, les éléments à oxalate de chaux mamelonné du collenchyme. Le pétiole est parcouru par dix faisceaux indépendants, bordés intérieurement d'un ménisque scléreux, soudés près du limbe par de petits faisceaux intercalaires. L'épiderme, le liège, quelques éléments du collenchyme sont riches en tanin et en matière colorante rouge brun. Ce caractère est général chez les Abutilées.

RÉSUMÉ.

Les caractères propres aux Abutilées sont les suivants :

Les cellules gommeuses sont moins nombreuses que chez les Eumalvées et les Sidées; elles prennent une forme polygonale dans la moelle des tiges adultes; elles se réunissent en poches allongées longitudinalement dans le parenchyme libérien (*Sphæralcea, Kidia*).

Les cellules épidermiques du limbe deviennent gommeuses sans se segmenter.

Le *liber* est bien stratifié; il s'y développe généralement deux bandes fibreuses annuelles.

L'*oxalate de chaux* forme des masses mamelonnées dans le péricycle; les macles radiées sont rares, absentes de la moelle riche en amidon.

Les productions épidermiques les plus répandues sont les poils encriniformes, qui ne manquent que chez les *Abutilon*, et les poils en bouquet à branches courtes.

Le bois est stratifié comme chez les Sidées.

Le *tanin* est abondant dans l'épiderme, le liège, le collenchyme, le tissu palissadique du limbe.

Le liège est sous-épidermique.

§ 5. — SOUS-TRIBU DES URÉNÉES.

Les Urénées ont pour caractères morphologiques essentiels un tube anthérifère tronqué ou quinquédenté, un gynécée formé de cinq carpelles libres, contenant chacun un ovule ascendant à micropyle extérieur.

Urena.

L'épiderme de l'*U. lobata* porte toutes les variétés de poils signalées chez les genres précédents, sauf ceux fusiformes et encriniformes; vers la fin de la première année, il commence *à diviser ses éléments pour donner naissance à un tissu subéreux centripète* (pl. IV, fig. 16).

L'écorce ne contient que quelques rares cellules gommeuses dans le parenchyme sus-endodermique.

La stratification du liber est obscure; les massifs fibreux sont très petits, souvent soudés dans le sens radial.

Le bois est grossièrement stratifié, comme chez les Sidées et les Abutilées.

La moelle, avec ses cellules gommeuses, d'abord sphériques, puis polygonales, rappelle tout à fait le tissu analogue des Abutilées.

Le pétiole est parcouru par six faisceaux qui se soudent près du limbe; les éléments gommeux y sont distribués comme dans la tige; l'endoderme amylifère forme une ligne circulaire continue.

Le limbe, à structure bifaciale, ne produit de la gomme que dans d'assez rares éléments de l'épiderme inférieur.

Le tannin et le pigment rouge brun sont distribués comme chez les Abutilées. Les macles sont rares.

Pavonia.

La structure des *Pavonia*, comparée à celle du genre précédent, montre les différences suivantes : l'épiderme est formé

de grandes cellules allongées radialement (pl. V, fig. 15), souvent divisées en deux segments superposés; mais le liège a une origine sous-épidermique; les stomates sont surmontés d'un puits peu profond (fig. 15).

La zone écrasée de l'écorce qui contient environ trente cellules à gomme chez le *P. præmorsa*, n'en contient aucune chez le *P. hastata*. Les macles sont très nombreuses dans l'écorce, les rayons médullaires et le parenchyme libériens. La moelle développe quelques cellules gommeuses bordées d'éléments normaux en voie de dissociation.

L'épiderme supérieur du limbe contient des éléments à gomme saillant dans le tissu palissadique.

Malvaviscus.

Le *Malv. arboreus* fait transition entre les *Urena* et les *Pavonia;* les cellules épidermiques de la tige ressemblent à celles des *Pavonia;* le liège a pour origine, tantôt l'épiderme, tantôt l'une ou l'autre des deux assises sous-jacentes.

Le liber secondaire, toujours stratifié d'une façon obscure, ne produit ni gomme ni oxalate de chaux; la moelle rappelle celle de l'*Urena lobata*. La zone écrasée de l'écorce contient une trentaine de cellules à gomme.

Gœthea.

Je n'ai pu étudier qu'un échantillon d'herbier d'un *Gœthea* d'espèce inconnue. Par la structure du liber, du bois, de la moelle et du limbe, surtout à cause de l'origine épidermique du liège, ce genre se rapproche des *Urena*. Le pétiole, très gros, ressemble tout à fait à celui du *Kidia calycina*, décrit plus haut. Les poils sont très rares, à branches courtes. L'écorce est très développée, riche en éléments gommeux. Au-dessous du tissu subéreux, une ou deux assises de parenchyme deviennent scléreuses.

Malachra.

Chez les *Malachra trilobata, bracteata, radiata*, la gomme est contenue dans des poches lysigènes très longues, formées comme celles des Malopées, et présentant le même aspect. Ces appareils se développent au nombre de 5-7 à la périphérie de la moelle, de 2-6 dans l'écorce et dans les parenchymes intérieur et extérieur du pétiole; leur diamètre peut atteindre 300 μ.

La tige et le pétiole sont hérissés de poils unicellulés coniques, à parois très épaisses, longs de plusieurs millimètres. Le reste de leur structure rapproche les *Malachra* des autres Urénées.

Le liège n'est pas encore développé à la périphérie des tiges qui comptent quatre bandes fibreuses libériennes.

RÉSUMÉ.

Les caractères anatomiques essentiels des Eumalvées, qui perdent déjà de leur netteté et de leur constance chez les Abutilées, s'atténuent encore chez les Urénées.

La stratification du liber est vague; les faisceaux fibreux sont peu volumineux et forment des bandes incomplètes et irrégulières.

Le liège a le plus souvent une origine épidermique.

Les cellules gommeuses et les macles d'oxalate de chaux sont peu nombreuses chez le plus grand nombre des espèces.

Les poils en bouquet sont toujours rares et formés de branches courtes.

Par la structure du pétiole et du limbe, par la présence du tanin et du pigment rouge brun dans les parties périphériques de la tige et dans le limbe foliaire, les Urénées ressemblent aux Abutilées.

Le bois est stratifié comme chez les Sidées et les Abutilées. Les poches gommeuses lysigènes allongées des *Malachra*

font de ces plantes un trait d'union entre les Urénées et la sous-tribu suivante.

§ 6. — SOUS-TRIBU DES HIBISCÉES.

Les Hibiscées ont la colonne anthérifère des Urénées, un pistil à cinq carpelles multiovulés, un fruit capsulaire loculicide.

Hibiscus.

Les *H. splendens*, *H. Cameroni*, *H. palustris*, développent à la périphérie de la moelle, entre les pointes ligneuses saillantes et dans le parenchyme intérieur du pétiole, 8-20 poches lysigènes gommeuses allongées en pseudo-canaux, analogues à celles des Malopées et des *Malachra*. Il est facile d'étudier le mode de formation de ces appareils : des cellules, gonflées par un contenu mucilagineux abondant, forment une sorte de chapelet plus ou moins allongé ; peu à peu les parois transversales se résorbent, les étranglements s'effacent, et le tout prend l'aspect d'un canal cylindrique (pl. V, fig. 13). En se différenciant ainsi, deux poches tangentes peuvent se réunir en un appareil unique par résorption des parois de contact. La moelle renferme également des files longitudinales de cellules riches en tanin et en substance rouge brun, ne résorbant jamais leurs parois transversales.

Les éléments gommeux ordinaires font complètement défaut dans l'écorce, le liber, les rayons médullaires, le parenchyme du limbe. Par exception, les *H. palustris* et *H. Cameroni* en contiennent quelques-uns, très rares, dans la zone écrasée de l'écorce.

Le tissu subéreux est formé aux dépens de l'épiderme (pl. V, fig. 14) ; pourtant, chez l'*H. syriacus*, il est dû au cloisonnement de la première assise sous-épidermique. Les poils sont rares, les branches en sont courtes ; l'*H. splendens* fait exception : dans cette espèce, tige et pétiole sont hérissés de poils très longs, isolés ou réunis à leur base en groupes peu nombreux ; de plus, la tige porte des sortes d'aiguillons formés

d'un pied massif, robuste, long de 2 ou 3 millimètres, terminé par un poil à paroi très épaisse.

Le liber est nettement stratifié ; il se produit dès la première année jusqu'à six bandes fibreuses dans l'*H. cannabinus*.

Le bois secondaire de la tige et de la racine possède un caractère qui se maintient constant dans toutes les espèces; les vaisseaux ouverts sont très larges, leur diamètre atteint 110 μ; ils sont ponctués aréolés, rares, épars, le plus souvent isolés.

Dans l'*H. palustris*, les compartiments sont presque entièrement formés de cellules rectangulaires longues d'environ 300 μ, à parois minces, portant des ponctuations simples très petites : en coupe, elles se montrent presque carrées, remarquablement alignées radialement. Quelques fibres sont mêlées à ces cellules chez l'*H. cannabinus*. Dans l'*H. syriacus*, les fibres forment des bandes circulaires épaisses, alternant régulièrement avec d'autres bandes d'un parenchyme court, amylifère.

Le pétiole a une structure normale. Chez l'*H. splendens*, les neuf faisceaux indépendants se soudent à une distance de 3 ou 4 centimètres du limbe par un procédé déjà indiqué.

L'oxalate de chaux forme des macles assez rares.

Enfin ce genre se signale par l'abondance du tanin, accompagné ou non de substance rouge brun, dans les tissus parenchymateux de la tige et de la feuille. Ces produits d'excrétion se rencontrent surtout dans l'épiderme, le liège, l'endoderme, et tout autour des massifs fibreux du péricycle.

Lagunea.

Les *Lagunea* sont souvent considérés comme constituant une simple subdivision des *Hibiscus;* cependant les caractères anatomiques du *Lagunea squamea* diffèrent de ceux qui viennent d'être décrits. Ainsi les éléments gommeux sont de simples cellules qui forment un cercle dans l'écorce, sont assez nombreuses dans le parenchyme libérien et rares dans

la moelle. L'oxalate de chaux, qui ne formait que des macles chez les *Hibiscus*, est surtout à l'état de cristaux rhomboédriques isolés.

L'épiderme, formé de cellules très allongées radialement, souvent cloisonnées transversalement, porte des poils en *écusson* très nombreux, supportés par une émergence courte, constitués par des poils unicellulaires nombreux concrescents en une sorte de vasque à bord denté (pl. VI, fig. 28); les cellules stomatiques sont surmontées d'un puits; ces trois dernières particularités anatomiques ont évidemment pour effet d'empêcher la dessiccation.

Le liège est sous-épidermique. Tous les faisceaux du pétiole sont réunis en un arc ouvert en haut.

Par la structure du liber, par l'abondance et la distribution des éléments tannifères, le *L. squamosa* se rapproche des *Hibiscus*. Le bois est formé de bandes fibreuses alternant avec d'autres bandes parenchymateuses riches en amidon.

Gossypium.

Ce genre est caractérisé par la présence dans la tige et dans la feuille de *poches schizogènes* gommeuses à peu près sphériques, creusées dans un massif de petits éléments écrasés, riches en tanin, dont quelques-uns, plus ou moins dissociés, font légèrement saillie dans la cavité. Le collenchyme d'une tige très jeune contient une dizaine de ces poches; le même tissu du pétiole en renferme deux ou trois. Pendant que la tige vieillit, le nombre en diminue dans l'écorce et tombe à deux.

Les éléments gommeux ordinaires font complètement défaut.

Le liber secondaire ne développe que tardivement des faisceaux fibreux rangés en bandes vaguement stratifiées.

Par la structure du bois, la richesse en tanin et en substance rouge brun, les *Gossypium* ressemblent aux genres précédents.

Les poils sont ceux de l'*Hibiscus splendens*, mais ils sont rares et de faibles dimensions.

Thespesia et Fugosia.

Ces deux genres ont une structure très peu différente de celle des *Gossypium*, avec lesquels ils forment le groupe des Gossypiées.

La moelle du *Th. populea* renferme une dizaine de poches schizogènes, dont 6-7 forment un cercle périphérique et alternent avec les pointes ligneuses; elle contient également quelques cellules gommeuses ordinaires.

Les poches semblent manquer dans le tissu médullaire du *Fugosia phlomidifolia*, réduit à une bande périphérique peu épaisse par une vaste lacune centrale; l'écorce et le parenchyme extérieur du pétiole renferment : 1° un cercle de 8-10 poches dans le collenchyme; 2° un second cercle de très nombreuses cellules à gomme dans la zone écrasée sous-jacente. Ce second cercle existe seul dans l'écorce du *Thespesia;* mais, tandis que le limbe du *Fugosia* ne renferme que des cellules gommeuses intercalées dans le tissu palissadique, celui du *Thespesia* contient à la fois des poches sphériques dans le mésophylle et des cellules à gomme dans les deux épidermes.

Les fibres libériennes apparaissent tardivement; ainsi, le liber du *Fugosia* est encore entièrement mou dans une tige de 4 millimètres de diamètre; quelques fibres sont distribuées çà et là dans la région libérienne d'une tige de *Thespesia* de même âge.

Les autres caractères anatomiques sont communs à tous les genres de la sous-tribu; les poils en écusson du *Lagunea squamea* se retrouvent sur la tige et la feuille du *Thespesia*.

Le liège est toujours dû aux divisions de la première assise sous-épidermique.

RÉSUMÉ.

L'anatomie comparée, comme la morphologie, conduit à

la division des Hibiscées en deux groupes : les *Euhibiscées* (*Hibiscus*, *Lagunea*) et les *Gossypiées* (*Gossypium*, *Thespesia*, *Fugosia*).

Les caractères suivants font des Hibiscées et surtout des Gossypiées, des Malvées dégradées.

1° *La stratification du liber, encore évidente chez les Euhibiscées, devient de plus en plus obscure chez les Gossypiées; les fibres manquent complètement chez le Fugosia.*

2° *Les éléments gommeux sont très rares* dans toute la sous-tribu.

3° *L'oxalate de chaux est peu abondant.*

Les caractères qui suivent font des Hibiscées un groupe de passage intéressant.

1° *Le bois secondaire, riche en parenchyme régulièrement sérié, pauvre en vaisseaux ouverts d'un grand diamètre,* le tanin et la substance rouge brun très répandus, caractérisent toutes les espèces de la sous-tribu, *et font des Hibiscées un groupe rattachant les Malvées aux Bombacées.*

2° Le genre *Hibiscus* se rattache aux Urénées par son liège d'origine épidermique; il se relie aux Malopées par ses poches gommeuses médullaires canaliformes.

Les poches schizogènes sphériques caractérisent nettement les Gossypiées.

Les poils en écusson des *Lagunea* et *Thespesia* ne se rencontrent que dans cette sous-tribu chez les Malvées.

CHAPITRE III

BOMBACÉES

Les Bombacées ont des étamines réunies en plusieurs faisceaux concrescents sur une longueur variable, des anthères à une loge, un fruit capsulaire. Elles forment trois sous-tribus : les *Adansoniées*, les *Quararibées*, les *Duriées*.

§ 1er. — SOUS-TRIBU DES ADANSONIÉES.

On réunit dans ce groupe les Bombacées à feuilles composées palmées.

Eriodendron.

Dans une tige d'*E. anfractuosum* ayant 8 millimètres de diamètre, les cellules et poches lysigènes gommeuses sont nombreuses dans la zone écrasée d'un parenchyme cortical très développé, où elles forment deux cercles concentriques, excessivement nombreuses dans le tissu pétiolaire correspondant, rares dans les rayons médullaires libériens; elles forment encore un cercle à la périphérie d'une moelle lacuneuse; enfin l'épiderme supérieur du limbe produit de la gomme dans le segment interne de ses éléments.

Le liber secondaire produit en moyenne quatre bandes fibreuses annuelles bien stratifiées.

Le bois secondaire est construit comme celui des Hibiscées; les vaisseaux, assez nombreux, isolés ou accolés deux à deux suivant un plan diamétral (pl. V, fig. 17), peuvent atteindre une largeur de 160 μ; l'élément qui domine dans les compartiments est la cellule ligneuse allongée, à section carrée, à paroi peu épaisse; ce parenchyme est accompagné de petits massifs fibreux disséminés; l'ensemble constitue un bois léger, élastique, sillonné de rayons médullaires étroits, peu nombreux.

L'oxalate de chaux, très abondant, forme des cristaux rhomboédriques fréquents dans les rayons médullaires ligneux et des macles radiées très nombreuses surtout dans le parenchyme sous-épidermique, dans l'endoderme de la tige et des faisceaux foliaires.

Le tanin et la substance rouge brun se présentent comme chez les Hibiscées.

Les éléments épidermiques de la tige et du pétiole sont souvent divisés par une cloison transversale; *ils ne portent*

jamais de poils; la cuticule forme des plissements écrasés au sommet.

Les stomates ont même structure que chez les Malvacées.

Bombax.

Le *Bombax ceiba* diffère peu anatomiquement de l'*Eriodendron :* même structure du bois et du liber, même distribution des cellules gommeuses; le tanin est toujours aussi abondant; il remplace l'oxalate de chaux dans le parenchyme sous-épidermique et dans l'endoderme d'une tige âgée d'un an. Les poils manquent complètement. D'après M. Moeller (1), dans une tige grosse comme le bras, l'écorce (parenchyme cortical et liber) atteint 3 millimètres d'épaisseur; le tissu subéreux ne s'est pas développé et l'épiderme avec cuticule épaisse n'est pas exfolié; des cellules scléreuses s'observent dans le parenchyme cortical et au voisinage des faisceaux fibreux du péricycle. Les tubes criblés sont terminés par des cloisons horizontales qui portent une seule plaque grillagée.

La moelle contient une vingtaine de cellules gommeuses à section polygonale, rangées en deux cercles concentriques.

L'épiderme n'est pas segmenté et ne présente pas de plissements cuticulaires.

Les faisceaux pétiolaires sont au nombre de cinq et forment une ligne circulaire fermée.

Adansonia.

L'*Adansonia digitata* se distingue des deux genres précédents par quelques particularités de structure intéressant surtout l'écorce.

La moitié environ des cellules épidermiques sont scléreuses, pourvues de parois latérales et profondes fortement épaissies, ponctuées. La première assise sous-épidermique

(1) *Loc. cit.*

donne, de très bonne heure, un périderme dont les assises extérieures sont comprimées contre l'épiderme en partie exfolié; l'assise supérieure de l'anneau collenchymateux est devenue scléreuse (pl. V, fig. 16).

Ces modifications scléreuses de l'épiderme et du collenchyme n'atteignent pas les tissus analogues du pétiole, dont les faisceaux, rangés en cercle, se soudent à une faible distance du limbe, grâce à la différenciation de petits faisceaux intercalaires.

La partie profonde du parenchyme cortical est moins développée que dans les autres genres du même groupe et ne renferme qu'un cercle de cellules ou poches gommeuses (pl. V, fig. 16) et des macles. M. Moeller (1) dit n'avoir observé ni cellules scléreuses, ni macles dans l'écorce de l'*A. digitata*.

Chorisia.

Chez le *Chorisia crispiflora*, la modification scléreuse atteint à la fois les deux ou trois assises profondes de la zone collenchymateuse et quelques rares éléments des rayons médullaires, tangents aux massifs fibreux du péricycle ou du liber. L'épaississement centripète des parois réduit fréquemment la lumière des cellules scléreuses à un point.

Les cellules à gomme sont excessivement nombreuses; elles forment trois cercles dans le parenchyme cortical, trois ou quatre dans la partie élargie des rayons médullaires libériens, deux dans la moelle; elles manquent dans le parenchyme intérieur du pétiole, mais sont très répandues dans le parenchyme extérieur.

Les macles et les cristaux d'oxalate de chaux sont très fréquents dans le collenchyme, dans les rayons médullaires et le parenchyme libérien; on trouve de nombreux cristaux jusque dans les rayons médullaires du bois. Enfin les segments profonds, dus à la division des cellules épidermiques supérieures du limbe, renferment parfois une macle volumineuse.

(1) *Loc. cit.*, p. 241.

Les fibres à parois épaisses sont plus nombreuses dans le bois secondaire, qui conserve cependant la structure générale décrite plus haut.

Les faisceaux du pétiole forment un cercle fermé. Les autres caractères anatomiques sont ceux des *Adansonia*.

Pachira.

Les particularités de structure des *Chorisia* se retrouvent dans le *Pachira aquatica* dont j'ai étudié une tige présentant quinze à vingt-cinq bandes fibreuses irrégulières dans le liber secondaire. Les cellules scléreuses forment, dans l'écorce, des massifs irréguliers de volume variable ; dans les rayons médullaires étroits du liber, elles relient souvent entre eux les massifs fibreux.

Les vaisseaux ouverts réticulés du bois sont très nombreux ; leur diamètre maximum atteint 110 μ. Le parenchyme court isodiamétrique est très répandu, le parenchyme allongé beaucoup plus rare ; tous deux sont riches en gros grains d'amidon de forme régulière, dont le diamètre moyen est 17 μ.

Malgré cette différence de structure, le bois des *Pachira* est toujours léger, élastique et sert aux mêmes usages que celui des Adansoniées. Par le reste de son anatomie, le *Pachira* ressemble au genre précédent. Cependant le limbe ne renferme aucun appareil gommeux.

RÉSUMÉ.

A la tête de chacune des deux tribus des Malvées et des Bombacées, nous rencontrons deux groupes : Eumalvées d'une part et Adansoniées d'autre part, qui ont les mêmes caractères anatomiques essentiels.

1° *Les éléments gommeux sont des cellules ou des poches lysigènes très nombreuses* dans l'écorce, la moelle, le parenchyme pétiolaire extérieur, le segment interne des cellules épidermiques du limbe.

2° *Le liber secondaire renferme de nombreuses bandes fibreuses nettement stratifiées.*

3° *L'oxalate de chaux est abondant.*

Cependant les Adansoniées ont des particularités anatomiques qui leur sont propres ou qui les relient aux groupes voisins :

1° *L'épiderme ne porte jamais de poils, mais est revêtu d'une cuticule épaisse.*

2° L'oxalate de chaux forme des cristaux rhomboédriques, qui sont plus répandus que chez les Eumalvées.

3° *Le bois secondaire est léger, constitué surtout par du parenchyme souvent allongé et par des vaisseaux très larges et peu nombreux.*

4° Le tanin et la substance rouge brun qui l'accompagne sont abondants et distribués comme chez les Hibiscées.

5° *Des cellules scléreuses sont différenciées dans l'écorce et à la périphérie du cylindre central.*

6° Le périderme, qui manque chez les *Eriodendron* et les *Bombax*, se développe de bonne heure aux dépens de la première assise sous-épidermique chez les autres genres du groupe.

§ 2. — SOUS-TRIBU DES QUARARIBÉES.

Ce sont des Bombacées à feuilles simples palminerves.

Quararibea.

La gomme est contenue dans des cellules et poches de petites dimensions, moins nombreuses que chez les Adansoniées. Les cercles qu'elles forment dans l'écorce, à la périphérie de la moelle et dans les deux parenchymes pétiolaires, en comptent au plus une dizaine ; elles manquent dans le limbe.

Dans une tige de *Q. guranensis* de 8 millimètres de diamètre, le liber compte jusqu'à vingt-sept bandes dures, étroites, bien stratifiées.

Le bois présente la plus grande analogie avec celui des Adansoniées (pl. V, fig. 19).

La tige est entourée d'un périderme épais avec bande circulaire scléreuse.

La première assise sous-épidermique du pétiole donne naissance à cinq assises de suber.

Les faisceaux pétiolaires sont soudés en un cercle entouré d'un péricycle en partie fibreux et d'un endoderme continu avec des macles.

Le parenchyme du limbe est formé de quatre assises d'éléments ayant tous la direction des cellules palissadiques; de petites lacunes sont intercalées entre les assises inférieures.

L'épiderme de la tige et du pétiole donne naissance à de nombreux petits poils en bouquet.

Ochroma.

Une tige de l'*Och. lagopus*, âgée d'un an, large de 6 millimètres, présente un cercle d'environ cinquante cellules gommeuses dans la zone écrasée de l'écorce, un liber très mince, dont l'unique bande fibreuse est en voie de différenciation, une moelle volumineuse dont le diamètre égale 6 millimètres, dépourvue d'éléments gommeux, riche en files longitudinales de petites cellules tannifères occupant le centre d'une rosette. Les cellules épidermiques qui ne portent que des poils très rares ont une cuticule très épaisse et une forme d'U renversé (pl. V, fig. 18).

Scleronema.

Le *Sc. sporaceana* est surtout remarquable par l'absence complète des cellules gommeuses, la sclérose, qui atteint toute une bande circulaire corticale, le parenchyme interposé aux massifs fibreux du péricycle et un grand nombre d'éléments des rayons médullaires libériens. Le liber est riche en bandes fibreuses bien stratifiées; on en compte jusqu'à douze dans une tige de deux ans. Le milieu des bandes molles an-

ciennes est occupé par les tubes criblés à parois fortement épaissies en voie de sclérification. Cette espèce rappelle encore l'*Ochroma lagopus* par la forme des cellules épidermiques, l'abondance de l'oxalate de chaux, dont les cristaux s'observent jusque dans le parenchyme court des compartiments ligneux.

Les poils manquent complètement.

Le bois est plus fibreux que dans les espèces précédentes.

Hampea.

La tige du *H. integerrima* est riche en réservoirs gommeux : vastes postes lysigènes dans la zone corticale écrasée, cellules et poches dans les rayons médullaires, le centre de la moelle, les deux parenchymes corticaux, poches allongées analogues à celles des Malopées, des *Malachra* et des *Hibiscus* à la périphérie de la moelle. Par ses autres caractères le *H. integerrima* montre sa parenté avec les autres Quararibées : la cuticule épidermique est épaisse ; les poils sont absents ou excessivement rares, de faibles dimensions ; le liège est développé de bonne heure ; le tanin est abondant dans l'écorce, les parenchymes libérien et ligneux, surtout à la périphérie du cylindre central ; il est accompagné de la substance rouge brun ; dans la moelle, ces deux produits se rencontrent dans des files longitudinales d'éléments occupant le centre de rosettes (pl. VII, fig. 29).

Les six faisceaux pétiolaires sont bientôt réunis en un cercle continu par des productions libéro-ligneuses intercalaires.

Cependant, le liber secondaire est plus pauvre en fibres, sa stratification est plus vague que chez les Adansoniées. L'écorce d'une tige à 2-3 bandes fibreuses libériennes ne contient aucun élément scléreux.

RÉSUMÉ.

Les Quararibées forment un groupe de passage entre les Adansoniées et les Duriées. Les cellules et les poches lysigènes gommeuses, très nombreuses chez les Adansoniées, le sont

déjà moins chez les *Ochroma*, diminuent encore chez les *Quararibea* et manquent complètement chez les *Scleronema*. Avec le genre *Hampea* apparaissent les poches allongées que nous avons déjà rencontrées dans les derniers groupes de Malvées et qui nous conduisent à la dernière sous-tribu des Bombacées : les Duriées.

La dégradation n'atteint pas la structure du liber secondaire, très riche en bandes dures bien stratifiées, excepté chez les *Ochroma* et *Hampea*. Les macles et les cristaux d'oxalate de chaux restent également nombreux.

L'abondance du tanin et de la substance rouge brun, l'absence ou la rareté des poils, la structure du bois secondaire, rapprochent les Quararibées des Adansoniées.

La *différenciation scléreuse* qui atteint son maximum d'importance chez les *Scleronema*, le développement précoce d'un périderme, ont été déjà signalés chez les *Adansonia*, *Chorisia*, *Pachira*.

La cuticule épidermique est très épaisse et donne souvent une forme d'U renversé aux éléments.

A part les *Hampea* (que leurs poches allongées et leur liber mal stratifié rapprochent de la sous-tribu suivante), *le limbe foliaire est dépourvu de cellules gommeuses*.

§ 3. — SOUS-TRIBU DES DURIÉES.

Les Duriées sont des Bombacées à feuilles simples, entières, penninerves.

Durio.

Une tige de *Durio zibethinus*, âgée d'un an, présente un parenchyme cortical riche en cristaux et en petites cellules gommeuses éparses, à mucilage vermiculé ; certains éléments épaississent leur paroi et se sclérifient. Le liber compte 3-5 bandes dures incomplètes, mal stratifiées ; le parenchyme des bandes molles renferme les mêmes produits de sécrétion que l'écorce. Le bois, qui rappelle celui des Quararibées par

sa structure générale, est cependant plus fibreux et plus dense.

La moelle développe des poches gommeuses lysigènes allongées en pseudo-canaux, bordées d'éléments mous, le reste du tissu étant sclérifié ; cinq sont périphériques, un autre est central.

L'épiderme de la tige et des feuilles porte des poils en écusson déjà signalés dans la dernière sous-tribu des Malvées. Ces productions de l'épiderme s'opposent à la dessiccation comme le faisait la cuticule épaisse dans les deux sous-tribus précédentes. La première assise sous-épidermique produit de bonne heure un périderme épais, riche en matière rouge brun.

Le pétiole, dont le parenchyme externe rappelle l'écorce par les produits de sécrétion, est parcouru : 1° par des faisceaux normaux rangés en un cercle fermé ; 2° par un gros faisceau bicollatéral occupant la plus grande partie du parenchyme interne, coupé en deux moitiés par le plan de symétrie : les deux parties ligneuses y entourent complètement les deux libers séparés par une bande fibreuse de nature péricyclique (pl. VI, fig. 22) (1).

Cœlostegia.

Une tige de *C. Griffithsii*, ayant 7 millimètres de diamètre, offre une grande analogie de structure avec celle des *Durio*. Les éléments gommeux corticaux sont de grandes poches allongées tangentiellement, assez rares. Les cellules scléreuses sont aussi abondantes que chez les *Scleronema*.

Le liber secondaire renferme un très grand nombre de petits îlots fibreux, que l'on ne peut guère ranger en bandes stratifiées ; en certains points cependant il est possible de compter une trentaine de strates. Le parenchyme des parties molles est dépourvu de cellules gommeuses ; par contre, on trouve quelques grandes poches lysigènes dans la portion élargie des rayons médullaires. Les poches lysigènes allongées de la moelle sont souvent au nombre de six : une au centre, cinq à la péri-

(1) Le mode de formation de ce faisceau est exposé p. 185.

phérie. Le parenchyme intérieur du pétiole renferme deux gros faisceaux construits comme le faisceau unique des *Durio* ; ils sont presque tangents, placés à droite et à gauche du plan de symétrie.

L'épiderme supérieur du limbe est formé de grands éléments divisés transversalement ; des cellules renfermant, les unes de la gomme, les autres, plus petites, un cristal, sont intercalées entre les palissades. L'épiderme inférieur porte des poils en écusson ; il contient quelques cellules gommeuses saillantes dans le tissu lacuneux.

Boschia.

Les cellules gommeuses, au nombre de trois ou quatre seulement dans le parenchyme extérieur du pétiole, manquent complètement dans l'écorce d'une tige de *Boschia Griffithsii* ayant 5 millimètres de diamètre. Des cellules scléreuses, à peu près isodiamétriques, forment une bande circulaire très épaisse occupant la plus grande partie du parenchyme cortical ; d'autres cellules, à parois moins épaissies, sont disposées en petits massifs épars dans les rayons médullaires libériens.

Le liber et le bois secondaires sont construits comme dans le genre précédent ; le nombre des bandes fibreuses libériennes peut être évalué approximativement à une vingtaine. Les vaisseaux ligneux sont un peu plus étroits ; les rayons médullaires, très nombreux, sont remplis de substance rouge brun.

La moelle ne contient que deux poches allongées et une poche ordinaire.

L'analogie se continue dans l'anatomie de la feuille ; les cellules gommeuses sont cependant plus rares et manquent dans l'épiderme inférieur du limbe. Le tissu subéreux est remarquablement épais ; il compte trente à cinquante assises riches en matière pigmentaire. Les poils diffèrent de ceux des autres genres du groupe en ce que les nombreuses branches n'en sont point concrescentes.

RÉSUMÉ.

Les caractères anatomiques essentiels des Adansoniées ont déjà subi une dégradation insensible chez les Quararibées; ils sont encore beaucoup plus atténués chez les Duriées.

Le liber est toujours très développé ; mais les nombreuses bandes dures qu'il contient, formées de petits paquets fibreux épars, sont à peine indiquées dans certains compartiments.

Les cellules et poches gommeuses normales, encore nombreuses chez les *Durio*, deviennent beaucoup plus rares dans les autres genres. *La moelle développe toujours des poches lysigènes très allongées.*

Les cristaux et les macles subissent une décroissance analogue.

L'épiderme porte des poils en écusson ; la cuticule est mince.

L'écorce et les rayons médullaires renferment des cellules scléreuses.

Le bois est plus fibreux et plus compact que celui des autres Bombacées ; mais sa structure générale reste sensiblement la même.

Le cercle fasciculaire normal du pétiole entoure un parenchyme central presque entièrement occupé par un ou deux faisceaux bicollatéraux placés symétriquement (pl. VI, fig. 22).

Le périderme est précoce, épais, sous-épidermique.

Le tanin, accompagné d'une substance rouge brun, est très répandu dans les parenchymes de l'écorce et du cylindre central.

CHAPITRE IV

TRIBU DES TILIACÉES

Les Tiliacées sont caractérisées morphologiquement par leurs étamines libres ou à peine concrescentes, leurs anthères biloculaires. MM. Bentham et Hooker les divisent en deux

grandes séries : les *Holopétales*, à pétales colorés, glabres, et les *Hétéropétales*, à pétales nuls ou sépaloïdes souvent pubescents.

I. — SÉRIE DES HOLOPÉTALES.

Elle se subdivise en trois sous-tribus : *Brownloviées*, *Tiliées*, *Gréwiées*.

§ 1er. — SOUS-TRIBU DES BROWNLOVIÉES.

Elle est surtout caractérisée par l'indépendance des carpelles.

Berrya.

Les éléments gommeux sont très nombreux chez le *Berrya amomilla*; ce sont de simples cellules ou des poches lysigènes ordinaires; la zone écrasée de l'écorce en renferme environ soixante, la partie périphérique de la moelle une trentaine; les parenchymes correspondants du pétiole quatre-vingts et six. Dans le limbe, les éléments gommeux sont intercalés entre l'épiderme supérieur et les palissades; de grosses poches occupent presque toute la largeur des rayons médullaires.

Le liber compte environ cinq bandes dures annuelles; la stratification est des plus nettes; les rayons médullaires principaux s'y élargissent peu; ces deux derniers caractères se maintiennent constants dans toute la sous-tribu.

Le bois est bien caractérisé dans l'espèce et dans tout le groupe par ses vaisseaux étroits, nombreux, alignés radialement, ses rayons médullaires très nombreux, riches en tanin; chez le *B. amomilla* les compartiments sont en grande partie constitués par un parenchyme allongé (80 μ) à parois peu épaisses, remarquablement sérié.

Le pétiole est parcouru : 1° par des faisceaux normaux concrescents en un cercle fermé ;

2° Par des faisceaux bicollatéraux analogues à ceux des Duriées, formant par leur réunion un arc ouvert en haut, symétrique; quelques-uns sont réduits à leur partie libérienne

entièrement molle; le bois n'entoure aucun d'eux d'une façon complète. Cette structure se modifie peu du nœud au limbe; elle caractérise bien toutes les Brownloviées.

Les coupes transversales du limbe chez le *B. amomilla* et chez les autres Brownloviées sont divisées en rectangles par de petits faisceaux ovales rattachés aux épidermes par de grands éléments sclérifiés; tous les éléments du parenchyme ont la direction des palissades; ceux qui avoisinent l'épiderme inférieur sont plus petits et de petites lacunes sont intercalées entre eux (pl. VI, fig. 32).

Les poils sont particuliers à l'espèce; au-dessus d'un petit pied massif on trouve une rosette de deux à dix éléments très courts, renflés en leur milieu, terminés par une pointe émoussée (pl. VI, fig. 34).

Le tanin et la substance rouge brun se rencontrent dans tous les tissus parenchymateux de la tige et de la feuille.

Les cristaux et les macles sont abondants.

Un périderme épais se forme de bonne heure aux dépens de la première assise sous-épidermique.

De nombreux éléments du suber et du parenchyme sous-jacent deviennent scléreux.

Diplodiscus.

Les cellules et poches gommeuses sont moins abondantes que chez les *Berrya;* elles manquent dans le liber et le limbe foliaire : *D. Barthianus* et *D. paniculatus*. De petits massifs fibreux sont épars dans les compartiments ligneux. L'épiderme supérieur du limbe, dont les éléments ont des parois très épaisses, une cuticule très développée, ne porte pas de poils.

Les poils portés par la tige, le pétiole, l'épiderme inférieur du limbe diffèrent de ceux en écusson des Duriées en ce que la concrescence de leurs branches cesse à une petite distance de l'extrémité.

Christiana.

Les *Ch. africana* et *madagascariensis* ont une structure très voisine de celle des deux espèces précédentes.

Les cinq faisceaux pétiolaires (*Ch. madagascariensis*) sont réunis en un cercle complet par des ponts libéro-ligneux plus étroits opposés à cinq faisceaux bicollatéraux médullaires.

Par places, la première assise sous-épidermique du pétiole donne naissance à trois ou quatre assises de suber.

Les productions épidermiques sont assez rares : ce sont des poils unicellulaires et encriniformes avec pied massif très court; leurs branches sont peu allongées, parfois articulées, toujours indépendantes.

Pityranthes.

Les cellules gommeuses manquent complètement dans la tige et la feuille du *P. verrucosa ;* les cristaux rhomboédriques d'oxalate de chaux sont très nombreux.

Les branches des poils sont tantôt indépendantes, tantôt soudées jusqu'au tiers environ de leur longueur. Le limbe est construit comme celui du *Diplodiscus*.

Les tubes criblés libériens n'occupent pas toujours la partie médiane des bandes molles; ils sont parfois tangents aux strates fibreuses (pl. V, fig. 20).

Brownlovia.

Il est aussi très voisin des *Diplodiscus* par son anatomie.

Les réservoirs gommeux ordinaires existent au nombre de cinquante dans l'écorce, d'une douzaine dans la moelle du *B. alata;* ils manquent dans la moelle de *B. lanceolata ;* nombreux dans le parenchyme extérieur du pétiole, ils sont absents du parenchyme intérieur et du limbe. Les macles sont très nombreuses et remplissent les cellules de l'endoderme. Les branches unicellulaires des poils en bouquet ne sont concres-

centes que sur une très faible partie de leur longueur. De chaque côté du plan de symétrie le parenchyme intérieur du pétiole est occupé par deux faisceaux bicollatéraux. Les parois des cellules épidermiques supérieures du limbe sont épaissies comme chez les Pityranthes.

Carpodiptera.

Les cellules gommeuses très nombreuses dans l'écorce et la moelle du *C. cubensis* ne se rencontrent pas dans la feuille; la nature des poils, la constitution du bois secondaire, la distribution des faisceaux bicollatéraux dans le pétiole rapprochent ce genre des *Berrya*, dont il diffère surtout par la présence de vastes lacunes dans la partie inférieure du mésophylle. Les autres caractères sont communs à toutes les Brownloviées.

Pentace.

Les éléments gommeux sont très nombreux et distribués dans la tige, le pétiole et le limbe comme chez les *Berrya*. Le liber, le bois, le pétiole et le limbe ont la structure des autres Brownloviées : les fibres ligneuses forment de petits massifs épais dans les compartiments. Les branches des poils sont indépendantes, courtes, unicellulaires.

RÉSUMÉ.

Les caractères anatomiques des Brownloviées peuvent se grouper ainsi :

1° Caractères plaçant la sous-tribu en tête d'une série parallèle à celle des Malvées et des Bombacées.

La gomme est contenue dans de simples cellules et poches lysigènes très nombreuses; une espèce en est cependant complètement dépourvue : le *Pityranthes verrucosa*.

L'oxalate de chaux est abondant surtout à l'état de cristaux isolés.

Le liber secondaire est riche en bandes fibreuses bien stratifiées.

2° Caractères plus spécialement propres aux Brownloviées.

Le parenchyme du limbe est formé d'éléments ayant tous la direction des cellules en palissade; il est segmenté régulièrement en cadres rectangulaires par des faisceaux rattachés aux deux épidermes par de grandes cellules sclérifiées.

L'épiderme supérieur est le plus souvent constitué par des cellules à parois épaisses; il porte rarement des poils.

Le limbe ne sécrète pas de gomme, excepté chez les *Berrya.*

Les vaisseaux ligneux sont nombreux, disposés en files radiales, les rayons médullaires s'élargissent relativement peu dans la région libérienne.

3° Caractères montrant la parenté des Brownloviées et des Bombacées (Quararibées, Duriées).

Les productions épidermiques montrent tous les passages entre les poils en écusson des Duriées et ceux en forme d'encrine et en bouquet; leurs branches sont plus ou moins soudées, fréquemment articulées, la longueur du pied est très variable.

Les faisceaux normaux du pétiole forment un cercle complet circonscrivant un parenchyme dans lequel *des faisceaux bicollatéraux sont disposés en nombre égal de chaque côté du plan de symétrie.*

La sclérose atteint de nombreux éléments du suber et du parenchyme sous-jacent.

Le tanin et la substance rouge brun envahissent tous les parenchymes de la tige et de la feuille.

§ 2. — SOUS-TRIBU DES TILIÉES.

Les Tiliées sont caractérisées par leurs pétales insérés immédiatement autour des étamines; comme dans les sous-tribus qui suivent, les carpelles sont concrescents en un ovaire pluriloculaire.

Tilia.

Les éléments gommeux sont ceux des Brownloviées ; ils sont peu nombreux : dix, douze cellules ou petites poches dans l'écorce, vingt, trente dans le parenchyme extérieur pétiolaire, une, deux dans le parenchyme intérieur, une dizaine à la périphérie de la moelle (*T. platyphylla*, *T. sylvestris*, *T. argentea*). On voit apparaître les cellules gommeuses, dans l'écorce et les feuilles, à une faible distance du point végétatif, là où se différencient les premiers vaisseaux spiralés. Les macles font leur apparition à la même hauteur, mais elles sont rares (pl. VI, fig. 21).

Le liber, bien stratifié, produit jusqu'à cinq bandes fibreuses annuelles. Les cellules qui entourent les faisceaux fibreux et qui bordent les rayons médullaires renferment de très grands cristaux isolés. Les tubes criblés portent plusieurs plaques grillagées sur leurs parois terminales inclinées (1).

Le bois, dont la structure est devenue classique, est léger et poreux ; les éléments y ont des parois minces, une large lumière.

Une coupe pratiquée dans le pétiole, tout près du nœud, montre sept faisceaux disposés en un arc ouvert ; vers le milieu de la longueur les quatre petits faisceaux externes se soudent aux trois autres restés indépendants ; tout près du limbe, ces trois faisceaux médians, en forme de fer à cheval, se soudent entre eux par leurs péricycles (pl. VI, fig. 23) ; le système fasciculaire forme alors un cercle fermé projetant vers le centre deux lames qui, se détachant de la paroi, constituent deux faisceaux médullaires bicollatéraux, à apparence concentrique, placés à droite et à gauche du plan de symétrie. Ainsi se trouve réalisée tardivement la structure que le pétiole des Brownloviées présente déjà au milieu de sa longueur.

Le limbe, qui ne sécrète pas de gomme, est construit comme celui des Brownloviées.

(1) Moeller, *loc. cit.*

Le liège est sous-épidermique ; il apparaît avec la première bande fibreuse du liber secondaire.

Les productions épidermiques sont très rares ou absentes ; ce sont des poils en bouquet à branches courtes. La cuticule est très épaisse, surtout chez le *T. argentea*. Les cristaux et les macles abondent. Le tanin est distribué comme chez les Bombacées ; on le met en évidence à l'aide du bichromate de potasse ou du perchlorure de fer.

Muntingia.

Les éléments gommeux manquent complètement dans la tige et la feuille du *M. calabura*. Le bois est divisé par de rares rayons médullaire en vastes compartiments où les vaisseaux très larges sont épars dans une masse fondamentale bien homogène, peu dense.

La structure du liber, de la feuille, rappelle les *Tilia ;* toutes les cellules épidermiques supérieures du limbe sont divisées en deux segments dont l'inférieur, qui a une forme triangulaire, s'enfonce et s'intercale entre les palissades.

Les poils en bouquet sont à deux ou six branches, parfois étroites, très longues, molles ; ils sont accompagnés de poils articulés terminés en tête sphérique.

Glyphea.

Je n'ai pu étudier que la feuille du *G. grewioides*. Le pétiole, aussi riche en cellules gommeuses que celui des *Tilia*, possède au milieu de sa longueur un cercle fasciculaire normal et deux gros faisceaux bicollatéraux placés symétriquement. Près du limbe, sur une longueur de 7-8 millimètres, le pétiole s'élargit et montre, plongé dans un parenchyme excessivement riche en cellules à gomme, un système fasciculaire dissocié, composé de cinq faisceaux concentriques à bois intérieur, alignés perpendiculairement au plan de symétrie. Par places,

l'assise sous-épidermique donne naissance à 2-8 assises de liège. Les cellules épidermiques supérieures du limbe sont très grandes, quelques-unes sont segmentées; presque toutes sécrètent de la gomme. Le tissu lacuneux, très développé, est formé d'éléments rarement parallèles aux palissades.

Les poils sont ceux du genre précédent; mais leurs branches sont moins longues.

RÉSUMÉ.

Les Tiliées continuent les Brownloviées et ne s'en distinguent que par un petit nombre de particularités anatomiques.

Les cellules et poches lysigènes gommeuses, encore nombreuses dans la feuille, sont plus rares dans la tige; elles manquent complètement chez le *Muntingia.*

L'oxalate de chaux et le tanin sont toujours abondants.

Le liber est riche en bandes dures, nettement stratifié.

La structure presque homogène du limbe foliaire des Brownloviées perd de sa netteté et devient bifaciale.

Les faisceaux pétiolaires, disposés en arc, restent longtemps indépendants; ils se soudent à une distance variable du limbe et donnent naissance, par invagination, à deux faisceaux médullaires bicollatéraux disposés de part et d'autre du plan de symétrie (pl. VI, fig. 37).

Le bois est plus fibreux que celui des Brownloviées; ses vaisseaux ne forment plus de files radiales; mais il reste toujours léger et poreux.

§ 3. — SOUS-TRIBU DES GRÉWIÉES.

Les Gréwiées diffèrent des Tiliées par leurs pétales fovéolés à la base, insérés autour d'un torus.

Grewia.

Dans les parenchymes corticaux de la tige et du pétiole, les cellules et poches lysigènes gommeuses sont peu nombreuses.

Dans la région libérienne elles occupent seulement le parenchyme des bandes molles (*Gr. occidentalis*, *Gr. orientalis*); elles manquent complètement (*Gr. microcos*). Le parenchyme médullaire contient quatre à sept poches lysigènes allongées longitudinalement.

Les bandes fibreuses du liber sont peu nombreuses : on en compte deux à quatre dans une tige de *Gr. occidentalis* âgée de trois ans ; les bandes molles sont très larges, riches en files longitudinales de cristaux. Le *Gr. microcos* fait exception : le liber y prend les caractères qui sont de règle dans la sous-tribu, les bandes dures sont nombreuses, mais mal stratifiées, constituées par de petits massifs fibreux comme épars dans le liber mou.

Le bois est léger, poreux, d'aspect bien homogène dans les coupes ; il est constitué surtout par des fibres à large lumière, par des éléments fibriformes que des cloisons perpendiculaires partagent en cellules allongées, amylifères ou tannifères, et par du parenchyme court qui contient des cristaux près de la zone génératrice ; les vaisseaux sont épars, isolés.

La moelle de toutes les Grewiées est formée d'éléments tabulaires bien sériés longitudinalement; chez les *Grewia*, des rosettes dont le centre est occupé par une cellule tannifère sont assez nombreuses.

Les faisceaux pétiolaires ont un trajet déjà décrit chez les Tiliées. Le *G. sinensis*, dont la moelle est dépourvue d'éléments gommeux, est la seule des espèces nommées plus haut dont le parenchyme pétiolaire interne contienne deux poches allongées.

La structure du limbe est nettement bifaciale; entre les cellules en palissade sont intercalés de grands éléments contenant un gros cristal rhomboédrique. — Les faisceaux sont entourés d'un endoderme à grands éléments contenant des cristaux. Les éléments gommeux font défaut. Les productions épidermiques sont celles du *Muntingia*. Les stomates se développent comme ceux des Malvées et des Bombacées et ont le même aspect.

Desplatsia.

Le *D. subericarpa* diffère très peu des *Grewia* par sa structure. Les poches gommeuses sont toutes allongées longitudinalement, surtout dans la moelle (tige et pétiole). Le liber et le bois sont constitués comme chez le *Grewia microcos;* les vaisseaux ligneux sont disposés en files radiales; il en est de même chez tous les autres genres du même groupe.

Les cellules épidermiques du limbe se segmentent et sécrètent de la gomme; les cristaux manquent dans les palissades.

Triumfetta.

Le *T. pilosa* diffère bien peu du genre précédent. L'écorce peu développée ne contient pas d'éléments gommeux, tandis que le parenchyme extérieur du pétiole renferme une dizaine de cellules et poches à mucilage. La moelle développe une dizaine de poches faiblement allongées dans son parenchyme tabulaire, remarquablement sérié longitudinalement.

Trois faisceaux bicollatéraux, dont le médian, plus grand, est coupé en son milieu par le plan de symétrie, se rencontrent près du limbe, dans le pétiole.

Les poils supportés par une émergence cupuliforme sont encore ceux du *Muntingia;* les branches en sont parfois articulées (pl. VI, fig. 24).

Duboscia.

La moelle du *D. macrocarpa* développe cinq poches lysigènes allongées, dont quatre périphériques alternant avec les pointes ligneuses et une centrale. Les parenchymes corticaux de la tige et du pétiole ne sécrètent pas de gomme. Les rayons médullaires, très nombreux, renferment à la fois des cristaux et des macles dans leur partie ligneuse près du cambium, des poches à gomme dans la région libérienne, de l'amidon et du tanin dans toute leur longueur. Dans le limbe on

trouve, avec les cellules à cristaux intercalées dans les palissades des *Grewia*, les éléments gommeux épidermiques des *Desplatsia* et *Triumfetta*. Des poils encriniformes s'ajoutent à ceux du *Muntingia*.

Vasivea.

Chez le *V. alchornioides*, très voisin des genres précédents, la tige et le pétiole sont de bonne heure entourés d'un périderme qui compte jusqu'à dix assises dans le pétiole; les éléments non subérifiés contiennent des cristaux, les autres deviennent scléreux. Les seuls appareils gommeux sont des poches lysigènes assez rares, développées dans les rayons médullaires libériens, et une ou deux poches canaliformes, médullaires, très allongées, analogues à celles des Duriées. Les poils, assez peu nombreux, sont en bouquet. Le pétiole est construit comme celui du *Triumfetta*.

Erinocarpus.

L'*E. nemoanus* développe six à sept poches allongées en pseudocanaux à la périphérie de la moelle et dans le parenchyme cortical intérieur, une quinzaine de poches lacuneuses dans les parenchymes corticaux, quelques rares cellules et poches dans les rayons médullaires et le parenchyme libériens. Les poils sont en bouquet, peu nombreux, pourvus de branches sépaloïdes, étalées, souvent articulées. Les autres caractères dénotent une proche parenté avec les autres genres de la soustribu.

Apeiba.

Le parenchyme cortical de l'*A. tibourbou* est très riche en cellules et poches gommeuses allongées longitudinalement. A la périphérie de la moelle, en alternance avec les pointes ligneuses, sont développées une dizaine de vastes poches lysigènes bordées de petits éléments mous, longues de plusieurs centimètres, larges de 700 μ au maximum ; de distance

en distance, une nouvelle poche de faibles dimensions se forme tout près de l'une des poches principales et ne tarde pas à se confondre avec elle.

Les bandes fibreuses du liber sont nombreuses, assez nettement stratifiées.

Le bois est surtout constitué par un parenchyme court, formant seul des bandes circulaires très larges. Ses éléments, très mous, sont alors étirés radialement, les fibres sont rares ; les vaisseaux, dont le diamètre atteint 140 μ, forment des files alignées radialement. Les rayons médullaires, très nombreux, renferment du tanin et des cristaux dans la région ligneuse, de larges poches gommeuses dans la région libérienne.

Le pétiole et le limbe ont une structure qui rappelle celle décrite à propos du *Glyphea*, mais l'assise subéreuse pétiolaire manque.

Les productions épidermiques sont des poils en bouquet à branches molles, parfois très longues; sur la face inférieure du limbe elles forment une sorte de feutrage à l'aisselle des nervures.

Luhea.

Le *L. ferruginea* diffère peu anatomiquement de l'*Apeiba tibourbou*. Les appareils sécréteurs sont les mêmes : dix réservoirs gommeux occupent la périphérie de la moelle ; cinq d'entre eux, qui alternent avec les pointes ligneuses, ont une lumière très large; ce sont des poches lysigènes allongées, formées normalement; cinq autres, opposés aux faisceaux, ont un aspect et un mode de développement différents; ils sont creusés dans un cordon longitudinal de petits éléments; les parois *extérieures* accolées de plusieurs cellules voisines se transforment en gomme (pl. VII, fig. 40, *a*, *b*); il en résulte un réservoir lacuneux plus ou moins allongé qui s'agrandit peu à peu par transformations gommeuses des cellules de bordure.

Les huit à douze bandes fibreuses libériennes d'une tige de deux ans sont stratifiées d'une façon obscure ; leurs éléments ont des parois peu épaissies, incomplètement sclérifiées.

Les fibres ligneuses sont plus nombreuses que chez l'*Apeiba*.

Les branches des poils en bouquet sont le plus souvent formées de deux articles : le premier, cutinisé ; le second, mou, très long.

L'oxalate de chaux est extrêmement abondant ; les macles radiées remplissent presque toutes les cellules de l'endoderme.

La feuille sécrète de la gomme contenue dans le parenchyme pétiolaire extérieur, l'épiderme supérieur du limbe à éléments souvent segmentés.

Le cercle fasciculaire du pétiole donne naissance à quatre faisceaux bicollatéraux médullaires.

Corchorus.

Dans une tige de *C. trilocularis* à liber entièrement mou, le parenchyme cortical renferme de nombreuses cellules et poches gommeuses ; la moelle pentagonale a ses angles occupés par cinq poches allongées en pseudo-canaux ; dans un entre-nœud à trois bandes fibreuses libériennes, l'écorce ne contient plus d'éléments gommeux, et la moelle ne renferme qu'une poche allongée.

Le liber et le bois secondaires rappellent par leur structure les tissus analogues du *Luhea ;* les fibres libériennes et péricycliques à parois peu épaisses, imparfaitement sclérifiées, sont réunies en petits faisceaux disposés en bandes obscurément stratifiées.

Les poils sont rares, simples et unicellulaires.

Les faisceaux pétiolaires sont soudés en un arc et ne donnent jamais de faisceaux bicollatéraux ; le parenchyme extérieur est très riche en cellules et poches gommeuses.

Mollia.

A en juger par l'échantillon défectueux de *M. tomentosa*, que j'ai étudié, cette espèce diffère peu anatomiquement de

la précédente ; les éléments gommeux sont les mêmes, mais sont plus rares ; la moelle ne renferme que deux poches lysigènes allongées ; les fibres libériennes ont une grande lumière, des parois peu épaisses, incomplètement sclérifiées. Les poils ont des branches dressées, parfois très allongées, mais toujours unicellulaires.

La substance rouge brun est excessivement abondante.

Le limbe foliaire est semblable à celui du *Luhea*.

Entelea.

L'*E. arborescens* contient un nombre considérable de réservoirs mucilagineux (je n'ai eu à ma disposition que des entre-nœuds très jeunes) : une centaine de cellules et poches faiblement allongées dans l'écorce, une soixantaine dans le parenchyme pétiolaire correspondant, vingt-quatre poches allongées en pseudo-canaux à la périphérie d'une moelle volumineuse à éléments tabulaires bien sériés longitudinalement.

Les poils sont en bouquets peu fournis de branches courtes, étroites, unicellulaires, rarement formées de deux articles.

Les treize faisceaux du pétiole sont indépendants, disposés en un cercle fermé circonscrivant un parenchyme interne avec huit poches allongées en pseudo-canaux.

Sparmannia.

La moelle des *Sparmannia*, formée d'éléments sclérifiés, tabulaires, très régulièrement sériés longitudinalement, développe des poches lysigènes allongées en pseudo-canaux (pl. VI, fig. 26-26') ; ces appareils sont bordés d'éléments à paroi molle; leur nombre varie dans les différents entre-nœuds ; de 2 à 5 (*Sp. palmata*) ; de 6 à 15 (*Sp. africana*) ; ils occupent la partie périphérique du parenchyme médullairee t alternent avec les pointes ligneuses.

L'écorce et le parenchyme pétiolaire extérieur contiennent une trentaine de cellules ou petites poches ; dans le limbe, les

cellules épidermiques supérieures ou leurs segments internes sécrètent de la gomme, prennent de très grandes dimensions et vont parfois d'un épiderme à l'autre.

Le liber secondaire développe des bandes fibreuses bien stratifiées (pl. VI, fig. 25).

Les rayons médullaires prennent déjà une forme triangulaire dans le bois.

Les cinq faisceaux pétiolaires forment un arc ouvert en haut ; près du limbe ils se disposent le long d'une ligne perpendiculaire au plan de symétrie et restent indépendants.

RÉSUMÉ.

On peut attribuer aux Grewiées les caractères généraux suivants :

Les massifs fibreux du liber sont petits et obscurément stratifiés ; la plupart des *Grewia* et les *Sparmannia* font exception et ont un liber nettement stratifié (pl. VI, fig. 25). *Chez les Corchorus, Mollia, Luhea, les fibres ont des parois peu épaisses et incomplètement sclérifiées.*

La moelle est formée d'éléments tabulaires bien sériés longitudinalement (pl. VI, fig. 26) ; *les réservoirs gommeux qu'elle contient sont des poches lysigènes peu allongées chez les* Grewia, Desplatsia, Triumfetta, Duboscia (pl. VI, fig. 26-26′), *très longues, ayant le même aspect que celles observées dans les dernières sous-tribus des Malvées et des Bombacées, chez les huit autres genres.* Les *Luhea* développent de plus des poches allongées issues de dissociation et de gommification totale de certains éléments.

Les éléments gommeux ordinaires sont abondants dans l'écorce, le parenchyme pétiolaire externe, les rayons médullaires et le limbe, excepté chez les *Grewia*, *Triumfetta*, *Vasivea*.

Les cristaux d'oxalate de chaux, accompagnés de macles plus rares, sont très nombreux et se rencontrent jusque dans les rayons médullaires ligneux (*Grewia*, *Desplatsia*, *Duboscia*, *Apeiba*), et le parenchyme ligneux (*Grewia*).

Le tanin et la substance rouge brun sont aussi très répandus dans tous les parenchymes, surtout à la périphérie du cylindre central.

Le bois secondaire a une structure très homogène; il est formé essentiellement de fibres à parois peu épaisses; les vaisseaux ouverts sont étroits, rangés en files radiales.

Les faisceaux du pétiole forment, près du limbe, un cercle fermé, donnant par invagination des faisceaux bicollatéraux rangés symétriquement dans le parenchyme intérieur; il y a exception pour les *Corchorus* et les *Sparmannia*, dont le pétiole ne développe pas de faisceaux médullaires.

Le liège a une origine sous-épidermique.

Les branches libres des poils en pinceau sont fréquemment articulées.

II. — SÉRIE DES HÉTÉROPÉTALES.

§ 4. — SOUS-TRIBUS DES ÉLÉOCARPÉES ET DES PROCKIÉES.

Aristotelia.

Les éléments gommeux manquent complètement dans la tige et la feuille de l'*A. Maqui*.

Le liber développe annuellement une, deux, trois bandes fibreuses épaisses et bien stratifiées; les rayons médullaires s'y élargissent peu.

Le bois est divisé en compartiments étroits par de nombreux rayons médullaires, riches en tanin et en pigment, contenant aussi de rares cristaux; la masse ligneuse est formée de vaisseaux fermés et de fibres à section rectangulaire; les vaisseaux ouverts (40 μ) sont épars; ils portent de larges ponctuations aréolées. Ces caractères sont assez constants chez toutes les Hétéropétales.

La moelle, entièrement sclérifiée, contient de nombreuses rosettes dont le centre est occupé par une, deux, trois cellules disposées en séries longitudinales, riches en tanin et substance rouge brun (pl. VII, fig. 29).

Les poils sont rares, simples et unicellulaires.

Les faisceaux du pétiole forment un arc presque complètement fermé ; les faisceaux bicollatéraux font défaut.

La structure du limbe est bifaciale ; il en est de même chez toutes les Hétéropétales.

Elæocarpus.

Le liber secondaire de l'*E. pescrefolius* est très développé, mais les rares fibres qu'il contient ne forment que de petits massifs épars dans les compartiments triangulaires. Comme chez toutes les Hétéropétales, les éléments à gomme font complètement défaut.

Le parenchyme cortical a perdu sa structure normale ; il se divise en deux zones concentriques, l'extérieure formée de petits éléments à parois épaissies, l'intérieure de grandes cellules molles. L'endoderme contient des cristaux.

Les massifs fibreux du péricycle sont séparés par l'extrémité des rayons médullaires, dont quelques éléments sont scléreux.

L'épiderme est constitué par des éléments en U ; la cuticule est très épaisse ; les poils monocellulaires sont très rares.

Les autres caractères anatomiques sont communs au genre précédent.

Prockia.

Le *P. crucis* ne présente plus aucun des caractères essentiels des Malvacées. Le liber, faiblement développé, forme une zone circulaire entièrement molle, sillonnée par des rayons médullaires étroits. Cette zone est cependant coupée par une bande circulaire scléreuse, dont les deux ou trois assises sont constituées par des éléments isodiamétriques à parois plus ou moins épaissies, contenant parfois un cristal rhomboédrique.

Le péricycle, presque entièrement parenchymateux, renferme cependant quelques petits massifs formés de 1, 2... 10 fibres à parois très épaisses.

Le bois est plus dense, plus fibreux que chez les genres

voisins. Les files longitudinales d'éléments tannifères manquent dans la moelle.

L'arc fasciculaire du pétiole est largement ouvert en haut.

Les autres caractères sont communs à toutes les Hétéropétales.

Hasseltia.

La structure de l'*H. floribunda* indique une proche parenté avec les *Prockia*. Le liber forme une zone circulaire entièrement molle. Les petits massifs fibreux du péricycle sont réunis par des cellules scléreuses, comme chez les *Elæocarpus*.

Les sept faisceaux du pétiole, indépendants près du nœud, ne tardent pas à se souder en un cercle fermé, complètement entouré par un péricycle mince entièrement fibreux. Chacun des faisceaux libéro-ligneux du limbe est aussi entouré d'un cercle fibreux.

RÉSUMÉ.

La structure si caractéristique des Malvacées se dégrade chez les Tiliacées hétéropétales plus que chez aucun autre groupe de la famille.

Le liber secondaire, encore bien stratifié chez les *Aristotelia, ne renferme plus que de petits massifs fibreux épars chez les* Elæocarpus ; *il est peu développé et ne contient plus de fibres chez les autres genres; il est traversé par une bande d'éléments scléreux courts chez les* Prockia.

Les éléments gommeux font complètement défaut. L'oxalate de chaux forme surtout des cristaux rhomboédriques assez rares.

Le péricycle reste toujours constitué par des faisceaux fibreux plus ou moins volumineux, réunis par des arcs parenchymateux devenus scléreux chez les *Hasseltia* et les *Elæocarpus*.

Les trois zones concentriques du parenchyme cortical ne s'observent plus chez les Prockiées (*Prockia*, *Hasseltia*).

Des files longitudinales d'éléments tannifères, formant le

centre des rosettes, sont nombreuses dans la moelle des Éléocarpées (*Elæocarpus*, *Aristotelia*). Elles manquent chez les Prockiées.

Les productions épidermiques sont rares; ce sont des poils simples, peu allongés, unicellulaires ou articulés.

Les faisceaux du pétiole, au nombre de 5-7, *forment un arc plus ou moins ouvert en haut. Les faisceaux bicollatéraux manquent constamment.*

Le liège a toujours pour origine la première assise sous-épidermique.

Le limbe a une structure bifaciale; l'appareil stomatique est organisé comme chez les Tiliacées holopétales.

Le bois secondaire est divisé en compartiments étroits par de nombreux rayons médullaires. Les vaisseaux ouverts sont étroits.

CHAPITRE V

TRIBU DES STERCULIACÉES

Les Sterculiacées sont caractérisées morphologiquement par leurs étamines soudées en un tube urcéolé ou en une colonne, par leurs anthères biloculaires. Elles se subdivisent en sept sous-tribus : Sterculiées, Dombeyées, Hélictérées, Théobromées, Eubuettnériées, Hermanniées, Lasiopétalées.

§ 1er. — SOUS-TRIBU DES STERCULIÉES.

Les Sterculiées sont caractérisées par leurs fleurs apétales polygames, leurs carpelles indépendants.

Sterculia.

Les *Sterculia* possèdent, comme l'a fait connaître M. Van Tieghem (1), de vrais *canaux gommeux* schizogènes différant des réservoirs lysigènes signalés dans les trois tribus précé-

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 11.

dentes, surtout quant au mode de formation ; ils ont, en effet, pour origine des cellules gommeuses primitivement unies en un cordon longitudinal ; ces éléments sécréteurs, plus petits que les cellules ambiantes, dissocient leurs parois de contact et donnent naissance à un canal très allongé qui reçoit le mucilage. Dans les tiges adultes, ces canaux se présentent sous deux aspects différents : 1° ils ont une lumière irrégulière, étroite, bordée des éléments sécréteurs formant çà et là de petits groupes ; 2° ils ont une lumière arrondie régulière dont le diamètre peut atteindre un demi-millimètre ; ils sont alors bordés d'éléments écrasés par la compression du mucilage, restés mous, tandis que le parenchyme ambiant est sclérifié, riche en amidon et en macles. Chez les *Sterculia*, ces derniers canaux sont de beaucoup les plus nombreux ; ils forment généralement un cercle dans l'écorce et le parenchyme pétiolaire externe, deux cercles concentriques dans la moelle et le parenchyme correspondant du pétiole. Leur nombre varie avec les espèces, et, pour une espèce donnée, avec l'âge. C'est ce qui résulte de l'examen du tableau ci-dessous :

NOMS DES ESPÈCES	TIGE			PÉTIOLE		
	MOELLE		ÉCORCE	PARENCHYME extérieur	PARENCHYME intérieur	
	Cercle extérieur	Cercle intérieur			Cercle extérieur	Cercle intérieur
St. platanifolia très jeune...	0	1	2-4	»	»	»
Id. deux ans....	40	10	60-70	40-50	13	7
St. mexicana (1)..........	10-12	6-8	?	16	60	14
St. diversifolia............	10-15	4-6	20	7	0	1
St. Balanghas............	12-15	5-8	70	20	5	3

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 13.

L'épiderme est formé d'éléments en U entièrement cutinisés, sauf sur la paroi interne. La première assise sous-épidermique donne de bonne heure un liège riche en tanin et en substance rouge brun comme le collenchyme sous-jacent (1). Le parenchyme profond, toujours très épais, compte jusqu'à trente assises avec zone écrasée (*St. platanifolia*). L'endoderme est amylifère dans les tiges jeunes. Les fibres libériennes apparaissent de bonne heure; on compte déjà deux bandes dans le liber secondaire du *St. platanifolia* dont la couche génératrice a donné seulement deux ou trois assises de bois secondaires entre les quatre faisceaux primaires. Dans une tige d'un an on trouve quatre, cinq bandes dures nettement stratifiées. Le parenchyme des bandes molles renferme des cellules gommeuses seulement chez le *St. palmata;* des poches lysigènes se développent constamment dans les rayons médullaires élargis.

Les compartiments ligneux sont formés surtout : 1° de fibres à parois épaisses formant des bandes circulaires ; 2° de cellules courtes amylifères.

Les faisceaux pétiolaires, au nombre de vingt et un (*St. platanifolia*), sont indépendants près du nœud ; ils ne tardent pas à se souder, puis à donner par invagination une longue bande bicollatérale dirigée transversalement dans le parenchyme interne ; près du limbe, cette bande se fragmente en petits massifs libéro-ligneux. Chez le *St. mexicana*, la bande bicollatérale forme un cercle concentrique au cercle libéro-ligneux normal ; cette espèce se distingue encore en développant quelques assises subéreuses à la périphérie du pétiole.

Le limbe a une structure bifaciale ; la cuticule est très épaisse ; les cellules épidermiques sont segmentées et gom-

(1) Moeller (*loc. cit.*, p. 241) a observé chez le *St. inops* un tissu subéreux précoce *formé par l'épiderme* et une écorce sans collenchyme; chez le *St. cordifolia,* il décrit un liège produit très tardivement par la première assise sous-épidermique, constitué par des éléments épaissis d'un seul côté, une écorce avec des groupes de cellules scléreuses, un collenchyme peu développé. Chez les deux espèces il ne distingue aucun réservoir gommeux dans l'écorce et le liber : « *Schleimschläuche scheinen der Gattung Sterculia zu fehlen* ».

meuses; les faisceaux principaux sont protégés par deux arcs fibreux péricycliques et complètement entourés d'un endoderme tannifère. Les poils en bouquet, petits et rares, ne s'observent que sur les tiges très jeunes; ils manquent sur le pétiole et le limbe.

Heritiera.

La moelle de l'*H. macrophylla* développe : 1° un cercle périphérique de 7-20 canaux gommeux; 2° un cercle médian comptant 7-10 canaux; 3° un canal central.

L'écorce, très épaisse, contient seulement des cellules et des poches lysigènes très nombreuses.

Le liber, nettement stratifié, est très développé (pl. VI, fig. 28); ses bandes molles renferment un grand nombre de petites cellules et poches gommeuses (pl. VII, fig. 30).

Dans toute l'étendue du pétiole les faisceaux concrescents forment deux cercles concentriques normalement orientés tous deux; les parenchymes intérieur et moyen développent, le premier, un seul; le second, 10-12 canaux; quant au parenchyme extérieur, il contient une quinzaine de canaux s'arrêtant à une petite distance du nœud (1), accompagnés de cellules gommeuses ordinaires, excessivement nombreuses près du limbe, où l'on en compte plus de deux cents. 3-5 petits faisceaux concentriques à bois extérieur sont épars dans les parenchymes moyen et intérieur.

Le tissu lacuneux du limbe est constitué par des files d'éléments perpendiculaires à l'épiderme, circonscrivant de vastes lacunes; chacune de ces files est surmontée de 2-3 cellules palissadiques formant une sorte de chapiteau. Les cellules gommeuses manquent complètement. Les faisceaux sont protégés par deux arcs fibreux péricycliques volumineux; l'endoderme est riche en tanin. Les cristaux et les macles d'oxalate de chaux, le tanin et la substance rouge brun sont très abondants.

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*

L'épiderme de la tige et de la feuille porte de nombreux poils en écusson (pl. VI, fig. 28).

Brachychiton.

Les appareils sécréteurs sont ceux des *Sterculia*. Les canaux médullaires sont en quantité variable ; c'est ainsi que la moelle d'une tige très jeune de *B. acerifolium* renferme un cercle extérieur de quinze canaux alternant avec les pointes ligneuses et un cercle intérieur de vingt-cinq canaux ; que le tissu médullaire, dans un entre-nœud plus âgé, ne contient plus que deux canaux. La même variation s'observe chez le *B. populneum*. Le nombre des canaux corticaux varie de vingt à cinquante.

Les quatre gros faisceaux principaux du pétiole sont bientôt réunis en un cercle fermé continu par de petits faisceaux intercalaires. Près du limbe des massifs libéro-ligneux bicollatéraux se forment d'après le procédé ordinaire. L'épiderme à cuticule très épaisse, les poils absents (*B. populneum*) ou très rares (*B. acerifolium*), la structure du liber, du bois, du limbe foliaire rapprochent les *Brachychiton* des *Sterculia*.

Tarrietia.

Le *T. argyrodendron* se distingue peu anatomiquement des *Heritiera*. On compte sept canaux médullaires en alternance avec les faisceaux ligneux, trente canaux corticaux, dix et deux canaux dans les parenchymes pétiolaires externe et interne. Un grand nombre d'éléments du parenchyme cortical profond et des rayons médullaires libériens deviennent scléreux en conservant leur forme et leurs dimensions. Dans le bois secondaire les fibres sont disposées en bandes circulaires irrégulières.

La substance rouge brun est excessivement abondante dans tous les tissus ; il en est de même de l'oxalate de chaux dont les cristaux se rencontrent jusque dans les rayons médullaires

ligneux. Dans toute l'étendue du pétiole les faisceaux forment un arc dont les deux extrémités sont récurrentes en dedans. Les poils sont en écusson comme chez l'*Heritiera*.

Cola.

Le *Cola acuminata* développe 8-10 canaux médullaires dont un central, une dizaine de canaux corticaux accompagnés de nombreuses cellules gommeuses, deux canaux dans le parenchyme pétiolaire interne. M. Van Tieghem (1) a observé, dans le *Cola cordifolia*, 16-20 canaux médullaires rangés en deux cercles et une soixantaine de canaux corticaux.

Des coupes pratiquées à différentes hauteurs dans le pétiole du *C. acuminata* montrent nettement le processus de formation des faisceaux bicollatéraux, qui sont épars dans le parenchyme interne.

Par tous ses autres caractères anatomiques, le *Cola acuminata* se range dans le voisinage immmédiat des *Sterculia*.

RÉSUMÉ.

Les Sterculiées sont surtout caractérisées par leurs *larges et nombreux canaux gommeux développés dans l'écorce, la moelle et les deux parenchymes du pétiole.*

La stratification très nette du liber secondaire riche en bandes fibreuses, l'abondance des cellules et des réservoirs gommeux lysigènes et schizogènes, le grand nombre des macles et des cristaux d'oxalate de chaux, font des Sterculiées un groupe parallèle aux premières sous-tribus des Malvées, des Bombacées et des Tiliacées.

Les faisceaux pétiolaires soudés en un cercle fermé donnent naissance à des faisceaux bicollatéraux épars dans le parenchyme interne.

Les stomates ont même origine et même organisation que ceux des tribus précédentes.

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*

L'écorce et le liber secondaire ont une épaisseur considérable.

L'épiderme, pourvu d'une cuticule épaisse, est constitué par des cellules en U.

Les productions épidermiques sont très rares et de faibles dimensions ; les *Heritiera* et les *Tarretia* font exception avec leurs poils nombreux en écusson.

Le bois est formé essentiellement de fibres à parois épaisses et d'un parenchyme court amylifère.

§ 2. — SOUS-TRIBU DES DOMBEYÉES.

Les Dombeyées ont des fleurs hermaphrodites dialypétales, un androcée formé de cinq faisceaux d'étamines fertiles et de cinq staminodes unis à leur base en un tube monadelphe, un ovaire à cinq loges donnant une capsule loculicide.

Dombeya.

La moelle et le parenchyme pétiolaire intérieur des *Dombeya* renferment des canaux à gomme généralement étroits, surtout dans les tiges adultes, où ils sont creusés dans un cordon de petits éléments et se montrent bordés de cellules sécrétrices dissociées (pl. VII, fig. 32) (1).

Dans le tissu médullaire ils forment deux cercles : un extérieur avec une moyenne de dix canaux alternant avec les pointes ligneuses, un intérieur avec cinq canaux étroits (*D. natalensis*, *D. libidiniflora*, *D. mollis*). L'écorce et le parenchyme extérieur du pétiole contiennent un cercle de cellules et poches lysigènes gommeuses qui manquent dans l'écorce du *D. mollis*.

Pendant la première année, le liber secondaire développe 3-4 bandes fibreuses bien stratifiées, séparées par de larges bandes molles. Le bois est formé de larges couches circulaires fibreuses alternant avec d'autres couches étroites de vaisseaux fermés et cellules ligneuses.

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 12.

Dans le pétiole, les 4-7 faisceaux principaux sont bientôt accompagnés de petits faisceaux intercalaires ; ils sont disposés en cercle mais conservent leur indépendance, sauf près du limbe, où se forment quelques petits faisceaux bicollatéraux. L'épiderme supérieur du limbe, en divisant certains de ses éléments, donne des cellules gommeuses saillantes dans les palissades.

On observe de nombreuses files longitudinales de cellules *cristalligènes* dans l'écorce, l'endoderme, les rayons médullaires libériens, *tannifères* dans la moelle.

Les productions épidermiques sont des poils en bouquet, plus rarement simples ; les branches libres sont fréquemment divisées en 2-8 articles rectangulaires.

Trochetia.

L'anatomie des *Dombeya* étant connue, on peut résumer ainsi celle du *Tr. Boivira :* la moelle ne renferme que deux canaux gommeux étroits rudimentaires ; le pétiole n'en contient qu'un dans le parenchyme interne. Les cellules et poches lysigènes sont très rares dans l'écorce, absentes dans les rayons médullaires, nombreuses dans le parenchyme externe du pétiole. Les poils en écusson sont nombreux sur les tiges jeunes et le pétiole ; ils manquent sur le limbe. Les faisceaux pétiolaires sont soudés et dessinent un fer à cheval à ouverture supérieure. Les autres caractères sont ceux des *Dombeya.*

Cheirolæna.

Le *Ch. linearis* ressemble beaucoup anatomiquement aux *Trochetia :* mêmes poils en écusson, même structure du liber et du bois secondaires, du pétiole et du limbe (pl. VII, fig. 31), même distribution des cellules et poches gommeuses dans l'écorce et le parenchyme externe du pétiole. La moelle quadrangulaire développe un canal dans chacun de ses angles

et un canal central; le parenchyme interne du pétiole ne produit pas de gomme.

Ruizia.

Le *R. lobata*, dépourvu d'éléments gommeux dans l'écorce et dans le liber, contient six canaux médullaires, dont cinq périphériques alternent avec les faisceaux ligneux; les bandes molles libériennes sont toujours larges, traversées par une ou deux lignes de tubes criblés écrasés. Les poils ont une forme d'encrine et des branches libres unicellulaires. La feuille est construite sur le plan de celle des *Trochetia* et contient deux canaux dans son parenchyme interne, une dizaine de poches lysigènes dans son parenchyme externe. Les cellules épidermiques supérieures sont allongées comme les palissades sous-jacentes, mais ne se divisent jamais et ne produisent pas de gomme.

Melhania.

Les *Melhania* sont très voisins des *Ruizia;* les poils sont encriniformes; les éléments gommeux sont absents de l'écorce, des deux parenchymes pétiolaires et du limbe. Le *M. Kotschyi* compte six canaux médullaires semblables à ceux des *Dombeya*, dont cinq périphériques alternant avec les pointes vasculaires (1); le *M. ferruginea* renferme un nombre égal de canaux épars dans la moelle. Le liber, dont la stratification manque de netteté, dont les bandes molles sont étroites, renferme quelques rares poches gommeuses dans les rayons médullaires. Le bois secondaire est moins compact que dans les genres précédents : les fibres y sont courtes et larges. Les autres caractères sont ceux des *Ruizia*.

Pentapetes.

L'anatomie des *P. suberifolia* et *acerifolia* les range dans le voisinage immédiat des deux genres précédents. Dans le *P. acerifolia* la moelle contient treize canaux dont douze périphériques; l'écorce renferme d'énormes poches lysigènes.

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 13.

Dans le *P. suberifolia*, la moelle ne développe que trois canaux; tandis que l'écorce est dépourvue d'éléments gommeux, le parenchyme externe du pétiole est très riche en larges poches à gomme.

Le liber et le bois secondaires sont construits comme chez les *Melhania*. La structure de la feuille, la nature des productions épidermiques rappellent les *Ruizia*. La moelle renferme des files longitudinales d'éléments tannifères.

RÉSUMÉ.

Les Dombeyées possèdent un bon nombre de caractères communs.

La nature, si ce n'est le nombre et le degré de différenciation des appareils gommeux, pourrait les faire confondre avec les Sterculiées; *les canaux cellulaires gommeux sont relativement rares et étroits, souvent bordés d'éléments sécréteurs très petits;* ils ne se développent que dans la moelle et le parenchyme pétiolaire interne; la moelle en développe 4-12 à sa périphérie en alternance avec les pointes ligneuses et un en son centre; ils sont moins nombreux, parfois absents dans le parenchyme intérieur du pétiole.

L'écorce, le parenchyme pétiolaire extérieur, les rayons médullaires libériens développent généralement des cellules et des poches gommeuses ordinaires.

Les bandes fibreuses du liber sont bien stratifiées, mais moins nombreuses que chez les Sterculiées.

Les faisceaux pétiolaires, disposés en cercle ou en fer à cheval, ne développent qu'un petit nombre de faisceaux bicollatéraux médullaires épars.

Les faisceaux du limbe, comme chez les Sterculiées, sont entourés d'un endoderme dont les grands éléments contiennent des cristaux; le péricycle fournit deux arcs fibreux opposés au bois et au liber.

Les poils sont nombreux, en forme d'encrine ou d'écusson; les branches libres sont unicellulaires ou articulées.

Les cristaux sont plus répandus que les macles.
Le tanin et la substance rouge brun sont abondants.
Le liège est sous-épidermique.

§ 3. — SOUS-TRIBU DES HÉLICTÉRÉES.

Les Hélictérées se distinguent des Sterculiées par leurs fleurs hermaphrodites dialypétales, leurs carpelles concrescents dans la fleur adulte, libres à la maturité.

Helicteres.

La gomme est fournie par de simples cellules ou des poches lysigènes souvent allongées longitudinalement. Ces appareils forment un cercle dans l'écorce et sont épars dans la moelle (*H. jamaicensis*, *H. pentandra*, *H. Isora*). Les canaux font complètement défaut. L'écorce et le liber n'ont plus le développement exagéré constaté chez les Sterculiées. Les bandes fibreuses sont étroites, très rapprochées, bien stratifiées.

L'élément qui domine dans le bois est la fibre à paroi épaisse. Les rayons médullaires sont très nombreux (20 par millimètre), riches en tanin ; ils renferment des poches lysigènes dans leur partie libérienne élargie.

Le pétiole est parcouru par un cercle de faisceaux ; près du limbe, des massifs bicollatéraux prennent naissance d'après le procédé ordinaire ; les éléments gommeux sont distribués comme dans la tige.

Le limbe, à structure bifaciale, ne produit pas de gomme. Les productions épidermiques sont très variables ; ce sont : 1° des poils en pinceau à branches unicellulaires ou articulées ; 2° des poils encriniformes dont le pied prend souvent d'énormes proportions; 3° des poils simples, articulés.

Kleinhovia.

Le *K. hospita* se distingue par l'absence d'éléments gommeux dans la moelle, le faible développement du parenchyme pro-

fond de l'écorce qui renferme cependant quelques poches gommeuses, un liber secondaire qui ne compte qu'une ou deux bandes fibreuses, étroites, irrégulières dans une tige d'un an, un épiderme composé de petits éléments dont la face extérieure, pourvue d'une cuticule épaisse, fait saillie au dehors.

La masse ligneuse est formée surtout de fibres larges à parois minces; les vaisseaux ouverts sont étroits et rares; les rayons médullaires sont nombreux ; quelques-uns s'élargissent déjà beaucoup dans la région ligneuse et contiennent de larges poches lysigènes dans la région libérienne. La feuille est construite comme celle des *Helicteres*. Les productions épidermiques sont seulement des poils fusiformes divisés en cinq ou six articles (pl. IV, fig. 2).

Reevesia.

J'ai pu étudier une des deux espèces du genre : le *R. thyrsoidea*, dont l'anatomie offre de nombreux points de ressemblance avec celle du genre précédent. Les éléments gommeux sont rares : une dizaine de cellules dans la moelle, un cercle de poches lysigènes, relativement volumineuses, très rapprochées, dans l'écorce et le parenchyme extérieur du pétiole, quelques poches dans les rayons médullaires. L'élément dominant dans les compartiments ligneux est le vaisseau fermé dont les parois portent à la fois des ponctuations aréolées et des bandes d'épaississement transversales parallèles entre elles. Les principaux rayons médullaires sont formés d'éléments rectangulaires très grands dont la largeur (45 μ) dépasse le diamètre des vaisseaux ouverts.

L'écorce, le liber secondaire, la feuille tout entière, ont même structure que chez les *Kleinhovia*. Certains éléments du liège sous-épidermique deviennent scléreux.

Eriolæna.

Par leur nature et leur distribution dans la tige et la feuille de l'*E. Hookeriana*, les appareils gommeux rappellent ceux des

Helicteres. Au contraire, l'*Eriolæna Wallichii* renferme une vingtaine de canaux médullaires en alternance avec les pointes ligneuses et autant de canaux corticaux (1).

A la fin de la deuxième année le liber secondaire compte jusqu'à quatorze bandes fibreuses étroites, peu espacées, bien stratifiées. L'épiderme supérieur du limbe est formé de grands éléments dont quelques-uns se divisent et produisent de la gomme dans leur segment interne. Les cristaux d'oxalate de chaux se rencontrent dans le parenchyme des bandes molles libériennes, plus rarement dans le parenchyme ligneux, près de la zone génératrice ; ils remplissent les cellules endodermiques qui entourent les faisceaux du limbe. Les poils sont en bouquet, acaules ou supportés par un pied court.

Des aiguillons sont portés par l'épiderme inférieur du limbe : au-dessous du support long de 1 à 2 millimètres formé d'éléments allongés, le mésophylle, constitué de même, est creusé d'une vaste lacune de dissociation.

Ungeria.

Le genre ne renferme qu'une espèce, l'*U. floribunda*, dont j'ai pu étudier la tige et le limbe. Dans une tige de trois ans la moelle renferme environ quarante cellules ou petites poches lysigènes gommeuses isodiamétriques. Des poches semblables sont très rares dans les rayons médullaires ; elles manquent dans l'écorce très développée cependant et dans le limbe. Le liber secondaire, avec ses vingt bandes fibreuses, étroites et rapprochées, le bois, avec ses fibres larges à parois minces, ses rayons médullaires nombreux, riches en tanin et en cristaux, rapprochent le nouveau genre des *Eriolæna*. Comme chez les *Tarrietia* (Sterculiées), de nombreux éléments de l'écorce et des rayons médullaires libériens épaississent, ponctuent et sclérifient leurs parois. Dans le limbe, entre l'épiderme supérieur formé de cellules en U et la première

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 13.

assise de palissade se trouve une assise de grands éléments avec macles radiées. Les poils, très nombreux sur l'épiderme inférieur, sont en bouquet avec branches monocellulaires très courtes.

Pterospermum.

Les *Pterospermum* ne renferment que des canaux gommeux, bordés de cellules semblables aux éléments ambiants (pl. VII, fig. 33). Dans le *Pt. platanifolium*, vingt de ces appareils sont disposés en cercle dans le parenchyme profond de l'écorce, sept occupent la périphérie de la moelle, en opposition avec les pointes ligneuses, deux autres sont situés plus profondément. M. Van Tieghem a observé dans la tige du *Pt. acerifolium* un cercle cortical de quarante canaux et un cercle médullaire de vingt canaux opposés aux faisceaux ligneux (1).

Les fibres libériennes sont peu nombreuses; elles forment de petits massifs disposés en bandes souvent incomplètes. Le bois secondaire est formé de zones, alternativement fibreuses et parenchymateuses, parcourues par des files radiales de vaisseaux larges de 70 μ, bordés d'un parenchyme riche en amidon et en tanin. La feuille a même structure que chez les *Helicteres;* le parenchyme extérieur contient 5-7 canaux, le parenchyme intérieur en contient dix, dont sept périphériques (*Pt. platanifolium*).

Les poils encriniformes, excessivement nombreux, forment un véritable feutrage à la surface des tiges jeunes et du pétiole (pl. VII, fig. 35).

En résumé, la structure intime des *Pterospermum* les rapproche des *Sterculia*.

RÉSUMÉ.

Les caractères anatomiques des Hélictérées sont peu constants; la sous-tribu manque d'homogénéité au point de vue de sa structure.

Les *Pterospermum* et certains *Eriolæna* possèdent des

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 12.

canaux gommeux et se rapprochent des Sterculiées. *Tous les autres genres ne développent que des cellules gommeuses parfois réunies en poches lysigènes ; ces éléments sécréteurs manquent dans le limbe des feuilles*, excepté chez les *Eriolæna;* ils peuvent également être absents de l'écorce : *Ungeria*, de la moelle : *Kleinhovia*.

Le liber secondaire est riche en bandes fibreuses bien stratifiées chez les *Eriolæna* et les *Ungeria* ; mais il est mal stratifié chez les *Pterospermum*, pauvre en bandes dures chez les *Kleinhovia* et *Reevesia*.

Comme chez les *Sterculiées* et *Dombeyées*, *le cercle fasciculaire normal du pétiole donne naissance, par invagination, à des faisceaux bicollatéraux distribués sans ordre dans le parenchyme intérieur*.

L'oxalate de chaux cristallisé, le tanin et le corps rouge brun sont abondants.

Le bois secondaire est compact, fibreux chez les *Helicteres*, semblable à celui des Sterculiées et Dombeyées chez les *Pterospermum*. *Chez les autres genres, il est formé d'éléments larges: fibres et vaisseaux fermés, à paroi peu épaissie*, comme chez les Théobromées.

Les productions épidermiques présentent aussi la plus grande variété.

Le tissu subéreux est toujours produit par la première assise sous-épidermique ; il renferme des éléments scléreux seulement chez les *Reevesia*.

§ 4. — SOUS-TRIBU DES BUETTNÉRIÉES.

Les Buettnériées tirent leur caractère morphologique essentiel de l'organisation de leur androcée. Elles se subdivisent en deux groupes : 1° les *Théobromées*, qui possèdent cinq faisceaux d'étamines fertiles séparés par des staminodes ; 2° les *Eubuettnériées*, dont les cinq étamines fertiles épipétales sont réunies aux cinq staminodes episépales en un faisceau monadelphe.

1° THÉOBROMÉES

Theobroma.

La moelle du *Th. Cacao* développe sept canaux gommeux : six périphériques alternant avec les pointes ligneuses, un central ; dans le parenchyme pétiolaire intérieur 4-5 canaux sont alignés perpendiculairement au plan de symétrie. Les parenchymes corticaux sont riches en cellules et en poches lysigènes gommeuses.

La stratification du liber est confuse ; les petits groupes fibreux sont comme épars dans les compartiments.

L'oxalate de chaux en macles et en cristaux isolés, le tanin et la substance rouge brun sont très répandus.

Le collenchyme cortical, dont Moeller (1) nie la présence, est peu développé ; il est formé de quelques assises d'éléments allongés, peu épaissis aux angles, partiellement sclérifiés, riches en macles.

Le bois secondaire est léger, formé surtout d'un parenchyme riche en amidon et en matière rouge brun ; les rayons médullaires élargis graduellement contiennent des cristaux et des macles.

Le pétiole est parcouru par un cercle libéro-ligneux fermé, donnant de bonne heure des faisceaux bicollatéraux arqués, épars dans le parenchyme interne.

Les cellules épidermiques supérieures du limbe à structure bifaciale sont très grandes ; elles se divisent très rarement.

Les poils sont rares, simples ou plus rarement géminés ou ternés à la base.

Abroma.

Dans l'*Abroma augusta* et un autre, d'espèce inconnue, les canaux médullaires, au nombre de 10-15 dans la tige et de

(1) *Loc. cit.*

8 dans le pétiole, alternent avec les faisceaux ligneux et sont bordés de petits éléments remplis d'amidon. Les poches lysigènes sont distribuées comme chez les *Theobroma;* on observe en plus de grosses cellules gommeuses dans la partie jeune des rayons médullaires libériens. Les faisceaux fibreux du liber sont plus volumineux, le bois est encore plus parenchymateux que chez le *Theobroma.* Les autres caractères anatomiques sont communs aux deux genres. Cependant les quinze faisceaux pétiolaires concrescents près du limbe ne donnent point de faisceaux bicollatéraux.

Guazuma.

Avec ce genre, les canaux gommeux caractéristiques du groupe sont en diminution. La moelle du *G. ulmifolia* ne renferme à tous les âges que quatre petits canaux épars ; le pétiole n'en renferme aucun. Par contre, les poches lysigènes sont très nombreuses dans l'écorce, elles prennent des dimensions énormes (350 μ de diamètre) dans les rayons médullaires, et occupent presque complètement le parenchyme externe du pétiole. Les cellules épidermiques supérieures du limbe ou leurs segments internes ont de grandes dimensions et sont remplis d'un mucilage vermiculé.

Près du limbe, le pétiole contient 4-6 faisceaux bicollatéraux médullaires. Si l'on excepte quelques particularités : absence complète de poils, stratification nette du liber, grand diamètre des vaisseaux, rareté de l'oxalate de chaux, on peut dire que le *G. ulmifolia* a même structure que les *Theobroma* et *Abroma.*

Leptonychia.

Avec ce genre disparaissent les canaux sécréteurs, la gomme est renfermée dans des cellules et poches lysigènes éparses et rares dans la moelle, très nombreuses dans l'écorce, les rayons médullaires élargis du liber et le parenchyme pétiolaire extérieur.

Le liber du *L. urophylla* est nettement stratifié.

La partie périphérique de la moelle renferme un petit faisceau libéro-ligneux anormal dont le bois, en forme de croissant, entoure presque complètement le liber intérieur (pl. VII, fig. 34).

Des cristaux en forme de prismes rhomboédriques allongés occupent les palissades du limbe ; d'autres cristaux normaux se rencontrent dans tous les parenchymes jusque dans les rayons médullaires ligneux, dans l'endoderme des faisceaux du limbe.

Les poils sont rares, de faible dimension.

RÉSUMÉ.

1° *Par leurs réservoirs gommeux, les Théobromées continuent les Sterculiées et les Dombeyées et conduisent aux Eubuettnériées ; les canaux, assez nombreux chez les* Theobroma *et* Abroma, *manquent déjà dans le pétiole des* Guazuma *et font complètement défaut chez les* Leptonychia. *Les cellules et poches lysigènes gommeuses sont, au contraire, très nombreuses dans les parenchymes corticaux et dans le limbe.*

2° *Les poils sont rares, simples ou en bouquet peu fournis de branches courtes ; ils peuvent manquer complètement.*

3° *Le liber secondaire ne donne généralement que deux bandes fibreuses annuelles ;* la stratification est nette, excepté chez les *Theobroma* et *Abroma.*

4° *Le bois secondaire est léger et poreux ;* ses éléments : fibres, vaisseaux et cellules ont une lumière large et des parois minces.

Le cercle fasciculaire normal du pétiole donne généralement naissance à des faisceaux bicollatéraux.

Les cristaux d'oxalate de chaux sont très abondants et se rencontrent jusque dans les rayons médullaires ligneux.

2° EMBUETTNÉRIÉES

Commersonia.

La moelle et le parenchyme pétiolaire interne du *C. echinata* renferment à la fois des cellules gommeuses, des poches lysigènes très petites et des réservoirs lacuneux formés par gommification partielle et dissociation des parois soudées d'éléments normaux (pl. VII, fig. 39). L'écorce et le parenchyme extérieur du pétiole sont riches en cellules et poches lysigènes gommeuses normales.

La structure entière de la tige et de la feuille rapproche le nouveau genre des Théobromées. Mais les poils en bouquet sont plus nombreux, plus fournis de branches courtes; ils sont accompagnés de poils articulés terminés en tête massive.

Des files longitudinales d'éléments riches en tanin et en pigment rouge brun sont éparses dans la moelle.

Rulingia.

Des cellules gommeuses polygonales, parfois réunies longitudinalement deux à deux, trois à trois, se rencontrent en petit nombre dans la moelle et l'écorce, mais seulement dans les tiges très jeunes; on n'en trouve plus dans les tiges adultes à deux bandes fibreuses libériennes. Ces éléments sont, au contraire, développés en grand nombre dans le parenchyme extérieur (20) et intérieur (10) du pétiole. Les productions épidermiques sont celles du *Commersonia*. Le liber produit annuellement deux bandes fibreuses bien stratifiées. Le bois secondaire est compact, formé surtout de fibres à parois épaisses; les compartiments sont coupés çà et là par des arcs d'un parenchyme allongé, riche en amidon. Les vaisseaux, larges au plus de 40 μ, portent des ponctuations analogues à celles des *Tilia*.

Six faisceaux indépendants, rangés en cercle, parcourent

le pétiole, se soudent près du limbe, et donnent quatre massifs concentriques disposés deux à deux de chaque côté de l'axe. Le limbe ne produit pas de gomme; d'énormes cellules sont intercalées dans les deux assises palissadiques; chacune d'elles renferme une grosse macle radiée. Ces caractères ont été étudiés sur un *Rulingia* d'espèce inconnue et sur le *R. pannosa*.

Ayenia.

La moelle de l'*A. magna* renferme quelques cellules gommeuses et quelques petits réservoirs lacuneux analogues à ceux des *Commersonia* (pl. VII, fig. 39).

Les productions épidermiques sont celles des *Commersonia*, auxquelles il faut ajouter des poils encriniformes pourvus d'un pied cylindrique très long portant des branches libres, non seulement à son extrémité, mais parfois aussi sur ses parois latérales (pl. VII, fig. 38).

Les cellules en palissade du limbe renferment, comme chez les *Leptonychia*, de petits bâtonnets d'oxalate de chaux.

Les autres caractères sont communs aux genres voisins.

Buettneria.

Les éléments gommeux (cellules et poches lysigènes) sont encore plus rares que dans les genres précédents; ils manquent tout à fait dans la moelle et le parenchyme correspondant du pétiole, sont très rares dans l'écorce, le parenchyme externe du pétiole, les rayons médullaires libériens, l'épiderme supérieur du limbe (*B. lanceolata*, *B. herbacea*, *B. carthagenensis*).

Le bois et le liber secondaires sont construits comme chez les *Commersonia*. Les quatre faisceaux pétiolaires circonscrivent un parenchyme interne quadrangulaire; c'est une disposition que l'on retrouve dans les jeunes tiges. Près du limbe, les faisceaux se soudent en un cercle continu qui ne donne pas de massifs bicollatéraux. La tige porte seulement

de gros aiguillons dont le pied volumineux est formé par toutes les zones de l'écorce : parenchyme sous-épidermique riche en tanin, bande collenchymateuse, zone écrasée; le poil terminal est court, pourvu de parois très épaisses, largement ponctuées à la base.

Les productions épidermiques du pétiole ne sont que des réductions des aiguillons caulinaires; ce sont des poils unicellulaires très longs, à paroi très épaisse, dont la base est logée dans une petite émergence du parenchyme.

RÉSUMÉ.

Les Eubuettnériées se distinguent surtout des Théobromées par la nature de leurs réservoirs gommeux : *Les canaux manquent complètement;* de plus, *les cellules et les poches lysigènes mucilagineuses sont rares et peuvent être absentes de la moelle et du parenchyme pétiolaire intérieur* (Buettneria); *elles sont, au contraire, généralement très nombreuses dans le parenchyme extérieur du pétiole*, et manquent rarement dans l'épiderme supérieur du limbe. Les réservoirs lacuneux médullaires des *Commersonia* et *Ayenia* forment le passage entre les poches lysigènes et les canaux. *Le liber, nettement stratifié, ne développe que deux bandes fibreuses annuelles.*

Le bois secondaire, fibreux et compact chez les *Rulingia* et *Ayenia*, est au contraire *poreux et léger chez tous les autres genres.*

Le nombre des faisceaux normaux du pétiole est peu considérable; *les faisceaux bicollatéraux sont rares ou nuls.*

Les productions épidermiques sont plus nombreuses que celles des Théobromées, et sont de nature variable.

Les éléments tannifères sont nombreux; ils forment des files longitudinales dans la moelle des *Commersonia.*

L'oxalate de chaux est abondant; il forme parfois des macles dans les grandes cellules du limbe (*Rulingia*) ou des bâtonnets dans les cellules en palissade (*Ayenia*).

§ 5. — SOUS-TRIBU DES HERMANNIÉES.

Les fleurs des Hermanniées sont hermaphrodites, pentamères; leurs cinq étamines opposipétales ont des filets aplatis, pétaloïdes, souvent connés à la base.

Hermannia.

Les éléments sécréteurs sont absents de l'écorce et du pétiole; dans la moelle, ils consistent en quelques rares cellules éparses, à peine plus grandes que les éléments ambiants : *H. althæifolia*, *H. latifolia*, *H. denudata*, *H. conglomerata*. Dans la feuille, la gomme est sécrétée seulement par le segment interne des cellules épidermiques supérieures. De plus, dans l'*H. angularis*, dont la tige est dépourvue d'éléments à gomme, le mésophylle renferme de nombreuses cellules sphériques mucilagineuses.

Les poils en bouquet, accompagnés de poils articulés en tête, sont assez rares; ils manquent chez l'*H. denudata*, et sont remplacés par des poils encriniformes chez l'*H. conglomerata*.

Le liber secondaire est peu développé; les deux bandes dures produites annuellement sont à peine appréciables à cause de la dispersion des petits massifs fibreux. Le bois est compact, très fibreux; les vaisseaux y sont étroits, rares, disséminés; les rayons médullaires très nombreux (vingt-deux par millimètre).

Les faisceaux pétiolaires sont disposés en un arc largement ouvert en haut; cette disposition se maintient près du limbe.

L'oxalate de chaux est moins abondant que dans les sous-tribus précédentes.

Mahernia.

Les *Mahernia*, très voisins des *Hermannia* par leur organisation florale, s'en rapprochent aussi beaucoup au point de vue anatomique.

Le liber et le bois secondaires, le pétiole, le limbe du *M. incisa,* ont même structure que dans le genre précédent.

Les canaux médullaires manquent toujours : *M. incisa, M. cordata, M. verticillata.*

Les cellules gommeuses, au nombre de 5-10 dans la moelle, sont assez nombreuses dans l'écorce et dans le parenchyme extérieur du pétiole. Les poils en bouquet sont peu nombreux; l'oxalate de chaux forme des cristaux et des macles très rares.

Melochia.

La structure générale du *M. corchorifolia* diffère très peu de celle des deux genres précédents.

Le parenchyme pétiolaire et les deux épidermes du limbe développent un nombre considérable de grandes cellules remplies de gomme. Les poils sont toujours rares sur la tige et le pétiole, et absents du limbe.

Waltheria.

Les *W. americana*, *lophantha*, *microphylla* montrent une étroite parenté avec les espèces précédentes; leur écorce et leur moelle, sauf chez le *W. americana*, sont dépourvues d'éléments gommeux. Ces éléments sécréteurs peuvent également manquer dans la feuille : *W. lophantha*, ou se développer à la fois dans le pétiole et le limbe : *W. americana*.

Par exception remarquable dans le genre et dans la sous-tribu, le liber secondaire du *W. lophantha* est très développé et nettement stratifié.

La moelle renferme des files longitudinales d'éléments tannifères à contenu rouge brun (pl. VII, fig. 29).

RÉSUMÉ.

Les caractères anatomiques des Hermanniées sont d'une constance remarquable, et déterminent nettement la sous-tribu.

Les réservoirs à gomme sont de simples cellules et de petites poches lysigènes distribuées dans l'écorce, la moelle, souvent très nombreuses dans les deux parenchymes du pétiole et dans le limbe.

Le liber secondaire prend un faible développement, les fibres peu nombreuses ne forment que de petits massifs disposés sans ordre; le *W. lophantha* fait exception : le liber y est nettement stratifié.

L'oxalate de chaux est peu abondant; le tanin, accompagné de la substance rouge brun, est très répandu.

Les faisceaux du pétiole forment un arc largement ouvert; les faisceaux bicollatéraux manquent.

Les poils sont en bouquet, généralement rares et de faibles dimensions.

Le bois est compact, très fibreux; les vaisseaux y sont étroits et rares, les rayons médullaires étroits et nombreux.

Le liège se développe aux dépens de la première assise sous-épidermique.

§ 6. — SOUS-TRIBU DES LASIOPÉTALÉES.

Les Lasiopétalées ont des fleurs hermaphrodites, pentamères, des sépales grands, colorés, des pétales très petits ou absents, cinq étamines fertiles légèrement monadelphes, opposées aux pétales, alternant avec des staminodes qui peuvent faire défaut, cinq carpelles concrescents à la base.

Lasiopetalum.

Chez le *L. ferrugineum*, la moelle, seule, renferme des éléments gommeux; ce sont de simples cellules ou de petites poches lysigènes, allongées longitudinalement, au nombre de 4-7. Les poils, assez nombreux sur la tige et la feuille, sont encriniformes. Le liber secondaire est pauvre en petits faisceaux fibreux largement espacés; la stratification est cependant évidente. Le bois est construit comme celui des Her-

manniées. — Tous les faisceaux du pétiole forment un cercle fermé, ininterrompu ; des massifs bicollatéraux ne se forment pas près du limbe. Ces caractères sont constants dans toute la sous-tribu. Quoique de grandes dimensions, les cellules épidermiques supérieures du limbe ne sécrètent jamais de gomme.

Comme dans la sous-tribu précédente, l'oxalate de chaux est peu répandu : le tanin est particulièrement abondant dans cette espèce, ainsi que la substance rouge brun.

La première assise sous-épidermique donne naissance à un suber dont les éléments très étroits, allongés tangentiellement, sont relevés à leurs deux extrémités. L'ensemble de ce tissu prend ainsi dans les coupes l'aspect de vagues régulières. C'est là un caractère commun à toutes les Lasiopétalées (pl. VII, fig. 36).

Guichenotia.

Les éléments gommeux manquent complètement chez le *G. ledifolia*, dont la structure ne présente d'ailleurs aucune différence essentielle avec celle des *Lasiopetalum :* même liber assez pauvre en fibres, imparfaitement stratifié, même bois compact très fibreux, mêmes poils encriniformes ; le tanin est toujours abondant, l'oxalate de chaux très rare. La feuille sessile est réduite à un limbe dont la coupe offre deux parties symétriques, concaves du côté inférieur ou libérien, réunies par une grosse nervure médiane.

Thomasia.

Les *Th. slonacea* et *Th. macrocarpa* ont une structure intime qui diffère très peu de celle des deux genres précédents. Les cellules gommeuses sont absentes de l'écorce et de la feuille, mais sont assez nombreuses dans la moelle ; la tige très jeune en contient une dizaine, ce nombre va en diminuant avec l'âge. La structure de la feuille est celle signalée chez les *Lasiopetalum*.

Seringia.

Au point de vue morphologique, les *Seringia* s'éloignent des genres précédents et se rapprochent des Sterculiées à cause de l'indépendance de leurs carpelles. Au point de vue anatomique le nouveau genre présente les mêmes affinités.

Ainsi la moelle du S. *platyphylla* renferme quatre canaux gommeux périphériques alternant avec les pointes ligneuses; de grandes poches lysigènes se développent dans l'écorce et dans les rayons médullaires élargis du liber; quelques cellules gommeuses sont éparses dans le parenchyme externe du pétiole; enfin le limbe contient du mucilage dans le segment interne de certains éléments épidermiques supérieurs.

Le liber secondaire produit annuellement 3-4 bandes fibreuses dont les massifs volumineux se soudent fréquemment dans le sens radial. Le bois, beaucoup moins compact que chez les vraies Lasiopétalées, a pour éléments essentiels des fibres très larges, parfois articulées, mélangées sans ordre à des vaisseaux fermés. Les vaisseaux ouverts, larges de 65 μ, forment de petites files radiales.

L'épiderme porte des poils en pinceau et des poils encriniformes.

Les faisceaux du pétiole sont réunis en un arc presque fermé qui donne près du limbe, par invagination, un gros faisceau bicollatéral partagé en deux parties égales par le plan de symétrie.

Le tissu subéreux ne diffère pas de celui des vraies Lasiopétalées.

Il y a donc, dans cette espèce d'un groupe de Sterculiacées dégradées, un retour en arrière curieux que la morphologie fait pressentir et que l'anatomie met en évidence.

Keraudrenia.

Le *K. hermanniæfolia*, par sa structure, sert de trait d'union entre l'espèce précédente et les Lasiopétalées normales. Il se

rapproche du *Seringia* par la structure du bois et du liber secondaires, par ses poils en pinceau; il rappelle les Lasiopétalées : 1° par l'absence de tout élément gommeux dans la tige et la feuille; 2° par la structure du pétiole dont les faisceaux rangés en un cercle fermé ne donnent point de massifs bicollatéraux; 3° par la structure du suber.

RÉSUMÉ.

Les Lasiopétalées normales (*Lasiopetalum*, *Guichenotia*, *Thomasia*) sont évidemment des Sterculiacées dégradées.

Les faisceaux fibreux du liber sont petits et peu nombreux; la stratification est obscure.

Les cellules gommeuses, rares ou absentes dans la moelle, se développent très rarement dans l'écorce et dans la feuille. Les canaux manquent constamment.

L'oxalate de chaux est encore plus rare que chez les Hermanniées.

Le tanin et le pigment brun sont au contraire très abondants.

Les poils encriniformes sont le plus répandus. Le bois est compact et fibreux.

Les faisceaux pétiolaires forment un cercle continu et ne donnent pas de faisceaux bicollatéraux.

L'ensemble du tissu subéreux donne assez bien l'aspect de vagues régulières.

Le *Seringia platyphylla*, avec ses canaux gommeux médullaires, son liber riche en fibres, bien stratifié, ses cellules et poches gommeuses très nombreuses, rattache les Lasiopétalées aux Sterculiées.

Les *Keraudrenia* servent de trait d'union entre les *Seringia* et les Lasiopétalées normales.

CHAPITRE VI

CONCLUSIONS

La structure intime des Malvacées présente, en somme, une homogénéité remarquable ; elle est si nette et si saillante qu'il suffit souvent de l'examen rapide, sans le secours d'aucun instrument d'optique, d'une section faite au couteau dans un rameau de l'une des espèces ligneuses (pl. VI, fig. 27), ou bien de l'étude microscopique la plus superficielle d'une coupe pratiquée dans la tige de l'une des espèces herbacées, pour être fixé sur la position systématique de ces espèces. Chez toutes les espèces de la famille, on observe en effet des particularités anatomiques et histologiques communes dont quelques-unes : stratification du liber, sécrétion gommeuse, sont des pierres de touche très sensibles pour la classification, et dont l'ensemble constitue un type général : le type *Malvacée*.

Ces caractères subissent, d'une espèce à l'autre, des variations de détail, qui n'altèrent le type général primitif que dans des cas excessivement rares.

Les mêmes variations atteignent généralement tout un ensemble d'espèces que leur organisation florale a fait réunir dans un même groupe : tribu ou sous-tribu. A cause de cette corrélation remarquable entre la structure des organes de végétation et la configuration de la fleur et du fruit, nous sommes conduits à un groupement des espèces en quatre grandes tribus qui répondent aux anciennes familles : *Malvées*, *Bombacées*, *Tiliacées*, *Sterculiacées*, ou plutôt en quatre séries parallèles, dans chacune desquelles on assiste à l'altération graduelle du type général primitif.

Les caractères dont l'ensemble constitue la diagnose anatomique des Malvacées sont, par ordre d'importance : 1° la structure du liber secondaire ; 2° la nature des appareils gommeux ; 3° la forme et l'abondance des cristaux ; 4° la sécrétion du tanin et de la substance rouge brun ; 5° la forme des

grains d'amidon; 6° l'aspect de l'appareil stomatique; 7° la nature des poils; 8° la structure du limbe; 9° la distribution des faisceaux dans le pétiole; 10° la structure du péricycle; 11° la constitution de l'écorce; 12° l'endoderme; 13° la structure du bois secondaire; 14° l'origine du liège.

1° LIBER SECONDAIRE.

Toutes les Malvacées ayant la même adaptation, c'est la structure d'un tissu très important au point de vue physiologique qui fournit le caractère de famille le plus constant et le plus évident.

Chez toutes les Malvacées, le liber secondaire est très développé, divisé en massifs triangulaires stratifiés par l'extrémité graduellement élargie des rayons médullaires principaux (pl. VII, fig. 25 et 27).

Ce caractère est bien réalisé en tête de chacune des tribus, puis il s'atténue graduellement dans chacune d'elles.

Malvées. — Chez les *Eumalvées*, les *Sidées* et les *Malopées*, il se produit annuellement jusqu'à cinq bandes fibreuses bien stratifiées; ce nombre diminue chez les *Abutilées;* mais la stratification est toujours évidente; elle devient confuse chez les *Urénées;* enfin le liber des *Gossypiées* (section des *Hibiscées*) ne développe plus que quelques rares petits faisceaux fibreux.

Bombacées. — Les *Adansoniées* et les *Quararibées* correspondent aux *Eumalvées*, les *Duriées* aux *Gossypiées.*

Tiliacées. — Le liber est riche en bandes fibreuses bien stratifiées chez les *Brownloviées* et les *Tiliées;* le nombre des strates annuelles diminue et la stratification devient obscure chez les *Gréwiées*, où les fibres ont parfois une paroi peu épaisse et incomplètement sclérifiée, et chez les *Elæocarpées;* enfin les *Prockiées* ont un liber entièrement mou.

Sterculiacées. — Riche en bandes dures très régulières chez les *Sterculiées*, le liber ne développe plus guère que deux strates fibreuses annuelles chez les quatre sous-tribus qui suivent : *Dombeyées*, *Hélictérées*, *Théobromées*, *Eubuettnériées;*

chez les *Hermanniées* et les *Lasiopétalées* (1), les fibres, plus ou moins différenciées, ne forment généralement que de petits massifs épars.

2° RÉSERVOIRS GOMMEUX.

Toutes les Malvacées produisent de la gomme, due à la transformation plus ou moins complète de la cellulose, contenue dans des réservoirs de nature diverse différenciés de bonne heure dans les jeunes tissus (pl. VI, fig. 21); ce sont :

1° Des *cellules gommeuses*, éléments parenchymateux, corticaux, médullaires, libériens ou épidermiques, généralement plus grands que les cellules ambiantes; leur paroi interne gommigène est tapissée du mucilage vermiculé par la compression et la dessiccation (pl. IV, fig. 4).

2° Des *poches lysigènes* produites par la gommification des parois de contact de deux (pl. IV, fig. 4) ou de plusieurs cellules gommeuses tangentes (pl. IV, fig. 9 et 10; pl. V, fig. 13). Ces appareils sont parfois très allongés longitudinalement et peuvent prendre l'apparence de canaux (pl. VI, fig. 26).

3° Des *poches lacuneuses* formées par gommification partielle extérieure, suivie de dissociation des parois accolées de plusieurs éléments (pl. VII, fig. 39).

4° Des *poches sécrétrices schizogènes* formées par des cellules gommeuses très petites, primitivement unies, qui se dissocient en laissant entre elles une cavité dans laquelle se déverse le produit de la sécrétion.

5° Des *canaux sécréteurs* ayant même origine que les poches, en différant par leur longueur considérable (pl. V, fig. 32 et 33).

Malvées. — Les *Eumalvées*, les *Sidées* et les *Malopées* sont très riches en cellules et en poches lysigènes gommeuses; déjà chez les *Sidées* les poches médullaires s'allongent longitu-

(1) Les *Seringia* et *Keraudrenia* ont un liber riche en bandes dures bien stratifiées.

dinalement et prennent une forme de fuseau (pl. V, fig. 10'); chez les *Malopées*, elles s'allongent davantage en pseudo-canaux étroits.

Le nombre des cellules et poches diminue ensuite graduellement dans les autres sous-tribus. Des poches analogues à celles des *Malopées* se développent dans la moelle, l'écorce, les deux parenchymes du pétiole des *Malachra* (*Urénées*) et dans la moelle des *Euhibiscées*.

Les *Gossypiées* sont nettement caractérisées par leurs poches sécrétrices schizogènes.

Les *Althœa* et les *Napœa* (Eumalvées) se distinguent de tous les autres genres de la famille, grâce à la présence d'éléments mucilagineux dans les parenchymes ligneux et libériens de la racine.

Bombacées. — Les cellules et poches ordinaires ne sont nombreuses que chez les *Adansoniées;* elles diminuent graduellement chez les *Quararibées* et sont très rares chez les *Duriées*. Dans cette dernière sous-tribu, la moelle développe des poches lysigènes allongées, plus larges que celles des *Malvées*, bordées de petits éléments qui se gélifient et tombent dans le canal.

Tiliacées. — Les Tiliacées holopétales produisent seules de la gomme. Les cellules et poches ordinaires sont encore nombreuses dans la première sous-tribu des *Brownloviées* et diminuent dans les sous-tribus suivantes; elles sont rares dans la tige et abondantes dans la feuille des *Tiliées*, peu nombreuses dans tous les tissus parenchymateux des *Gréwiées*, dont la moelle, formée d'éléments bien sériés longitudinalement, développe des poches allongées en pseudo-canaux (pl. VI, fig. 26, 26'); et, seulement chez les *Luhea*, des poches lacuneuses formées par dissociation.

Les *Sterculiacées* sont nettement caractérisées par leurs canaux sécréteurs gommeux larges et nombreux, distribués dans la moelle, l'écorce et les deux parenchymes pétiolaires chez les *Sterculiées*, plus étroits et moins nombreux, limités aux tissus médullaires chez les *Dombeyées* (pl. VII, fig. 32).

Ces appareils manquent fréquemment chez les *Hélictérées* (1); ils s'observent seulement dans la moelle chez les *Théobromées* et ne se développent jamais chez les *Eubuettnériées*, les *Hermanniées* et les *Lasiopétalées*. Des poches lacuneuses de dissociation caractérisent les *Ayenia* et les *Commersonia* (Eubuettnériées) (pl. VII, fig. 39).

Les cellules et les poches lysigènes gommeuses sont assez nombreuses dans les tissus corticaux des *Dombeyées*, souvent absentes dans la tige et la feuille des *Hélictérées*, nombreuses dans la feuille, mais rares dans la tige des *Théobromées*, *Eubuettnériées* et *Hermanniées*, très peu nombreuses dans tous les tissus des *Lasiopétalées*.

3° FORME DES CRISTAUX.

L'oxalate de chaux se rencontre dans tous les tissus parenchymateux de la tige et de la feuille, soit en prismes rhomboédriques, soit en macles radiées; il manque toujours dans l'épiderme.

On peut dire d'une façon générale que l'oxalate de chaux est d'autant plus abondant chez les Malvacées que la gomme l'est davantage; les deux produits diminuent ensemble dans chaque tribu. Les macles radiées sont beaucoup plus nombreuses que les cristaux chez les Malvées; le contraire s'observe dans les trois autres tribus, où les cristaux se rencontrent assez souvent jusque dans les rayons médullaires ligneux.

Dans le cercle collenchymateux de la tige et du pétiole des *Abutilées*, les macles sont remplacées par des masses mamelonnées. Les cellules palissadiques du limbe des *Leptonychia* et *Ayenia* (Buettnériées) contiennent de petits cristaux très allongés.

4° TANIN ET SUBSTANCE ROUGE BRUN.

Le tanin et la substance rouge brun qui l'accompagne or-

(1) Les *Pterospermum* et les *Eriolæna* se rapprochent des Sterculiées par leurs canaux développés à la fois dans la moelle et dans l'écorce.

dinairement sont peu abondants chez les Malvées, où on ne les rencontre guère que dans l'épiderme et le suber ; cependant chez les *Hibiscées* on les trouve aussi dans les parties plus profondes, dans l'écorce, l'endoderme, le parenchyme libérien, tout autour des massifs fibreux du péricycle. Dans les autres tribus, ces produits d'excrétion envahissent fréquemment le parenchyme et les rayons médullaires ligneux, ainsi que la moelle, où ils remplissent souvent des éléments disposés en files longitudinales (Tiliacées hétéropétales, Bombacées, Sterculiacées) (pl. VII, fig. 29).

5° AMIDON.

L'amidon se présente sous forme de grains arrondis à stries très peu visibles, dont le diamètre peut atteindre 15 μ; ces grains sont le plus souvent agrégés au nombre de 2-5 (pl. VII, fig. 33).

6° APPAREIL STOMATIQUE.

Une cellule épidermique se cloisonne une, deux, trois fois ; le segment le plus interne produit par cette division est la cellule-mère du stomate; les autres donnent des cellules annexes en forme de rein (pl. IV, fig. 3).

Le mode de formation et la structure de l'appareil stomatique restent les mêmes dans toute la famille. Les cellules stomatiques, plus petites que les cellules épidermiques ordinaires, sont placées le plus souvent dans le même plan qu'elles. Plus rarement elles sont situées au sommet d'une petite émergence (*Anoda*, *Cristaria*, *Pterospermum*) ou au fond d'un puits (*Pavonia*, *Lagunea*).

Les stomates sont cantonnés sur l'épiderme inférieur des feuilles ; par exception, l'épiderme supérieur en porte quelques-uns chez les *Malopées*, dont le tissu palissadique est lacuneux.

7° PRODUCTIONS ÉPIDERMIQUES.

On peut classer les poils de la façon suivante :

Coniques unicellulaires ou articulés	isolés	sessiles.		
		supportés par une émergence	faible (VI, 24).	
			volumineuse........	Aiguillons.
	groupés	sessiles	libres, sauf à la base (IV, 3-V, 14)......	Poils en bouquet.
			concrescents........	Poils en écusson.
		supportés par une émergence cylindrique	libres, sauf à la base (VII, 35).........	Poils encriniformes.
			concrescents (VI, 28).	Poils en écusson.
Articulés à la base, massifs au sommet......................				Poils en tête massive.
Massifs, allongés en fuseau (IV, 2).........................				Poils fusiformes.

Par leur nature et par leur nombre, ces productions peuvent fournir des caractères de sous-tribus.

Malvées. — Les poils sont nombreux dans les quatre premières sous-tribus, rares chez les *Urénées* et les *Hibiscées*.

Les *Malopées* se distinguent par leurs longs poils laineux. Les poils en forme d'encrine ne se concentrent que chez les *Cristaria* (*Sidées*) et les *Abutilées;* ceux en écusson n'apparaissent que dans la dernière sous-tribu des *Hibiscées*.

Bombacées. — Les poils manquent chez toutes les *Adansoniées*, sont très rares chez les *Quararibées* et ont une forme d'écusson chez les *Duriées*.

Tiliacées. — Nombreuses chez les *Holopétales*, les productions épidermiques sont très rares et de faibles dimensions chez les *Hétéropétales*. Les *Brownloviées* présentent toutes les formes de passage entre les poils en bouquet, ceux encriniformes et ceux en écusson. Les branches libres des poils sont souvent articulées chez le *Brownloviées*, les *Gréwiées* et les *Apeibées*.

Sterculiacées. — Les poils unicellulaires et ceux en bouquet sont petits, très rares ou absents chez les *Sterculiées*, les *Théobromées* et les *Hermanniées;* les poils des *Dombeyées* sont encriniformes ou en écusson ; ceux des *Lasiopétalées* toujours encriniformes.

Les aiguillons ne s'observent que rarement : *Hibiscus splendens*, *Eriolæna*, *Buettneria*.

8° STRUCTURE DU LIMBE.

Le limbe a une structure bifaciale.

Les cellules épidermiques supérieures, plus rarement les inférieures, sont gommeuses, saillantes dans le mésophylle; elles se cloisonnent fréquemment et leur segment profond produit de la gomme : la dessiccation est ainsi empêchée.

Des cellules gommeuses, des macles, des cristaux peuvent se rencontrer dans tout le mésophylle ; des nodules gommeux ne s'observent que chez les *Gossypiées*.

Dans les trois dernières tribus et dans la sous-tribu des *Hibiscées*, le tanin, accompagné ou non d'une substance rouge brun, est très abondant, surtout dans le tissu palissadique et dans l'endoderme circulaire des faisceaux.

Le péricycle des faisceaux forme deux arcs opposés au bois et au liber; il est constitué par des éléments fibriformes plus ou moins différenciés et sclérifiés (pl. VII, fig. 31).

Dans quelques genres seulement, appartenant aux trois dernières tribus, tous les éléments du mésophylle ont la direction des cellules en palissade : *Chorisia* (*Bombacées*), toutes les *Brownloviées; Muntingia; Apeiba* (*Tiliacées*); *Reevesia* (*Sterculiacées*).

9° STRUCTURE DU PÉTIOLE.

Les faisceaux pétiolaires, en nombre variable, sont le plus souvent rangés en un cercle; d'abord indépendants, ils se soudent près du limbe et donnent naissance, par invagination, à des faisceaux bicollatéraux médullaires distribués en nombre égal de part et d'autre du plan de symétrie chez les *Tiliacées*, épars chez les *Sterculiacées*.

Les parenchymes extérieur et intérieur ont même structure que l'écorce et la moelle; ils contiennent les mêmes produits de sécrétion.

La disposition des faisceaux donne de bons caractères de tribus.

Malvées. — Les faisceaux sont en cercle; ils se soudent par rapprochement ou par intercalation de ponts libéro-

ligneux; il ne se produit pas de faisceaux bicollatéraux.

Bombacées. — La disposition des faisceaux reste la même; les *Duriées* seules possèdent le pétiole des *Tiliacées.*

Tiliacées. — La soudure des faisceaux normaux ne se produit qu'à une petite distance du limbe ; les faisceaux bicollatéraux, rangés comme il est dit plus haut, sont peu nombreux (pl. VI, fig. 22 et 23).

Sterculiacées. — La soudure des faisceaux en un cercle continu se produit à une distance variable de la tige, tout près du point d'insertion chez les *Cola*, *Cheirolæna*, *Pentapetes*, toutes les *Lasiopétalées* ; les faisceaux bicollatéraux sont plus nombreux que chez les *Tiliacées*, surtout dans la première sous-tribu; ils ne se produisent jamais dans le pétiole des *Sterculiacées* dégradées appartenant aux deux sous-tribus des *Hermanniées* et *Lasiopétalées*.

Chez les *Hermanniées*, les faisceaux normaux sont disposés en un arc continu largement ouvert et cela dans toute l'étendue du pétiole; cette disposition s'observe chez quelques genres appartenant à toutes les tribus : *Lagunea* (*Malvées*) ; *Eriodendron* (*Bombacées*); *Grewia*, *Corchorus*, *Aristotelia*, *Hasseltia*, *Prockia* (*Tiliacées*); *Tarrietia*, *Trochetia*, *Cheirolæna* (*Sterculiacées*).

Le pétiole de l'*Heritiera macrophylla* est parcouru par deux cercles concentriques de faisceaux normalement orientés tous deux.

L'assise sous-épidermique de quelques espèces de *Tiliacées* et *Sterculiacées* donne naissance à une couche peu épaisse de tissus subéreux : *Quararibea*, *Christiana*, *Glyphea*, *Vasivea* (*Tiliacées*); *Sterculia mexicana* (*Sterculiacées*).

10° PÉRICYCLE.

Chez toutes les Malvacées, le péricycle est divisé par l'extrémité élargie des rayons médullaires en arcs formés de fibres en grande partie ; ces arcs, qui occupent le sommet des triangles libériens stratifiés, sont sillonnés par les rayons médullaires étroits, partiellement fibreux; leurs bords sont découpés par du parenchyme (pl. V, fig. 24).

Le péricycle ne perd son facies normal que chez certaines *Tiliacées hétéropétales;* les arcs y sont remplacés par de petits massifs fibreux comme épars dans une masse de sclérenchyme court (*Elæocarpus*, *Prockia*, *Hasseltia*).

11° STRUCTURE DE L'ÉCORCE.

L'écorce se divise en trois zones concentriques : 1° une zone parenchymateuse sous-épidermique peu épaisse ; 2° une zone collenchymateuse d'épaisseur variable ; 3° une zone parenchymateuse profonde avec bande circulaire écrasée (pl. V, fig. 24).

Les cellules et poches gommeuses sont généralement distribuées dans le parenchyme profond. Seulement chez les *Eumalvées*, le parenchyme sous-épidermique et le collenchyme renferment quelques éléments à gomme.

Chez la plupart des *Bombacées*, une bande circulaire irrégulière de cellules scléreuses se différencie dans le collenchyme et le parenchyme profond, s'opposant à la dessiccation (pl. V, fig. 16). Cette modification scléreuse s'observe également chez quelques *Sterculiacées : Cola*, *Ungeria*, *Tarrietia; Tiliacées : Sloanea*, et *Malvées : Gœthea*.

Chez les *Tiliacées* les plus dégradées appartenant à la section des *Prockiées*, l'écorce perd son facies normal : les trois zones ne s'y observent plus.

12° ENDODERME.

L'endoderme ne montre pas de plissements sur les parois radiales de ses éléments, qui contiennent de l'amidon dans les tiges très jeunes (pl. IV, fig. 4), des macles, des cristaux ou du tanin dans les tiges adultes.

13° STRUCTURE DU BOIS SECONDAIRE.

La structure du bois secondaire peut servir à caractériser les tribus et les sous-tribus.

Malvées. — Le bois est formé de couches circulaires alternativement fibreuses et parenchymateuses chez les *Sidées*, les *Abutilées* et les *Urénées*. Les rayons médullaires ne renferment

jamais de cristaux ni de tanin. Les *Hibiscées* ont le bois secondaire des Bombacées.

Bombacées. — Le tissu ligneux est léger, élastique ; il est constitué surtout par un parenchyme rectangulaire, bien sérié radialement, dans lequel sont épars de très larges vaisseaux (pl. V, fig. 17). Comme dans les deux tribus suivantes, les rayons médullaires renferment souvent du tanin, plus rarement des cristaux.

Tiliacées. — Le bois est encore homogène, peu compact; les vaisseaux, qui sont étroits, forment de longues files radiales, excepté chez les *Tiliées*. Les *Hétéropétales* ont un bois plus fibreux, plus dense, sillonné de nombreux rayons médullaires riches en tanin.

Sterculiacées. — Le bois des *Sterculiées* et des *Dombeyées* est formé de larges couches circulaires fibreuses alternant avec d'autres couches parenchymateuses plus étroites. Celui des *Hélictérées* et des *Théobromées* est léger et poreux. Chez les *Eubuettnériées*, *Hermanniées*, *Lasiopétalées*, ce tissu est dense, fibreux, avec des vaisseaux étroits, non sériés.

14° LIÈGE.

Le tissu subéreux tire presque toujours son origine de la première assise sous-épidermique ; ses éléments contiennent du tanin et une substance rouge brun. La plupart des *Urénées*, presque toutes les espèces d'*Hibiscus*, le *Sida pulchella*, forment exceptionnellement leur liège aux dépens de l'épiderme (pl. V, fig. 14).

Certains éléments du liège deviennent scléreux chez les *Brownloviées* (pl. V, fig. 19), les *Vasivea*, *Apeiba* (Tiliacées), *Reevesia*, *Sterculia inops* et *cordifolia* (1) (Sterculiacées).

Les *Lasiopétalées* sont caractérisées par un tissu subéreux épais, dont les éléments aplatis sont relevés aux deux extrémités (pl. VII, fig. 35). Le périderme forme une couche très épaisse chez les *Duriées*.

(1) Moeller, *loc. cit.*

TABLEAU SYNOPTIQUE

DIVISION DE LA FAMILLE DES MALVACÉES EN QUATRE TRIBUS

OU SÉRIES PARALLÈLES.

I. La gomme est contenue dans des cellules ou dans des poches lysigènes ; plus rarement dans des poches schizogènes. Les poches lysigènes médullaires s'allongent parfois en pseudo-canaux, lorsque les éléments sont sériés longitudinalement.

- A. Faisceaux pétiolaires rangés en un cercle discontinu. Pas de faisceaux bicollatéraux dans le parenchyme interne. Macles abondantes.
  - a. Poils nombreux. Cristaux isolés rares. Tanin limité à la périphérie de l'écorce. Bois fibreux. Pas de cellules scléreuses corticales. — **1. Malvées.**
  - b. Poils absents ou très rares. Cristaux isolés nombreux. Tanin dans tous les parenchymes de la tige. Bois léger, élastique, parenchymateux ; vaisseaux très larges, peu nombreux. Cellules scléreuses corticales. — **2. Bombacées.**
- B. Faisceaux bicollatéraux pétiolaires disposés à droite et à gauche du plan de symétrie dans le parenchyme interne. Cristaux isolés plus abondants que les macles. Tanin abondant dans toute la tige. Bois léger ; vaisseaux disposés en séries radiales. — **3. Tiliacées.**

II. Des canaux gommeux s'ajoutent aux cellules et aux poches lysigènes. Les faisceaux bicollatéraux médullaires du pétiole sont épars, relativement nombreux. Les cristaux isolés sont plus nombreux que les macles. Le tanin est distribué comme chez les Bombacées et les Tiliacées. Le bois est dense, fibreux; les rayons médullaires sont nombreux et étroits. — **4. Sterculiacées.**

TABLEAU SYNOPTIQUE

DIVISION DE LA TRIBU DES MALVÉES EN SIX SOUS-TRIBUS.

- **I.** Le liber produit annuellement jusqu'à cinq bandes fibreuses nettement stratifiées. La sécrétion gommeuse est abondante. Pas de poils encriniformes et en écusson.
  - **A.** Les poches lysigènes ne sont jamais allongées en pseudo-canaux. Poils nombreux. Cellules épidermiques du limbe souvent cloisonnées transversalement.
    - **a.** Cellules gommeuses polygonales ou irrégulières. Le parenchyme sous-épidermique et le collenchyme développent des cellules gommeuses. Macles nombreuses. — **1. Eumalvées.**
    - **b.** Cellules gommeuses sphériques. Poches lysigènes médullaires faiblement allongées. Le parenchyme sous-épidermique ne sécrète pas de gomme. Bois vaguement stratifié. Macles rares. — **2. Sidées.**
  - **B.** Les poches lysigènes médullaires sont allongées en pseudo-canaux. Les poils sont le plus souvent unicellulaires et très longs. Les cellules en palissade du limbe sont séparées par des lacunes de même forme. L'épiderme supérieur porte des stomates. Les macles sont rares. — **3. Malopées.**
- **II.** La secrétion gommeuse est peu abondante. L'oxalate de chaux est rare.
  - **A.** Deux bandes fibreuses annuelles bien stratifiées. Cellules gommeuses polygonales. Poches lysigènes allongées dans le parenchyme libérien. Poils encriniformes. Cellules épidermiques du limbe non cloisonnées. Bois vaguement stratifié. Tanin et substance rouge brun abondants dans l'épiderme, le périderme et le tissu palissadique du limbe. Oxalate de chaux en masses mamelonnées dans le collenchyme. — **4. Abutilées.**
  - **B.** Stratification du liber obscure. Fibres peu nombreuses (1). Poils rares. Tanin abondant dans l'écorce et la partie périphérique du cylindre central.
    - **a.** Liège souvent épidermique. Bois stratifié. — **5. Urénées.**
    - **b.** Poches lysigènes médullaires allongées en pseudo-canaux (*Euhibiscées*). Poches schizogènes sécrétrices (*Gossypiées*). Liège sous-épidermique. Poils en écusson. Bois très parenchymateux, vaisseaux rares, très larges. Tanin dans la moelle et les rayons médullaires ligneux. — **6. Hibiscées.**

(1) Le liber des Euhibiscées est encore nettement stratifié.

TABLEAU SYNOPTIQUE

DIVISION DE LA TRIBU DES BOMBACÉES EN TROIS SOUS-TRIBUS

A. Liber riche en bandes fibreuses bien stratifiées. Macles et cristaux abondants. Pas de faisceaux bicollatéraux dans le pétiole. Bois léger, élastique, très parenchymateux, vaisseaux très larges, épars. Bande scléreuse corticale. Cuticule épidermique très épaisse.	a. Gomme abondamment sécrétée. Pas de poils. Cellules gommeuses dans le limbe foliaire.	1. Adansoniées.
	b. Cellules gommeuses rares. Poils très rares ou absents. Le limbe ne développe pas de cellules à gomme.	2. Quararibées.
B. Stratification du liber obscure. Poches lysigènes allongées en pseudo-canaux dans la moelle. Cellules gommeuses rares. Oxalate de chaux peu abondant. Bois parenchymateux avec quelques fibres ; vaisseaux larges. Bande scléreuse corticale. Poils en écusson. Cuticule mince. Faisceaux bicollatéraux rangés symétriquement dans le parenchyme pétiolaire intérieur.		3. Duriées.

TABLEAU SYNOPTIQUE

DIVISION DE LA TRIBU DES TILIACÉES EN CINQ SOUS-TRIBUS.

- **I.** Liber stratifié. Sécrétion gommeuse. Cristaux abondants. Faisceaux bicollatéraux rangés symétriquement dans le parenchyme intérieur du pétiole. Poils nombreux.
  - **A.** Liber riche en bandes fibreuses bien stratifiées. Gomme sécrétée abondamment, contenue dans des cellules et des poches lysigènes. Rayons médullaires principaux relativement peu élargis dans le liber. Bois léger, poreux.
    - **a.** Cellules à gomme nombreuses dans la tige et le pétiole, souvent absentes du limbe. Bois parenchymateux ; vaisseaux en files radiales. Tous les éléments du limbe dirigés perpendiculairement à l'épiderme. Périderme avec des éléments scléreux. Productions épidermiques offrant tous les passages entre les poils en bouquet, encriniformes et en écusson. → **1. Brownloviées.**
    - **b.** Cellules gommeuses rares dans la tige, nombreuses dans le pétiole et le limbe. Branches des poils indépendantes. Vaisseaux ligneux non sériés. Limbe à structure bifaciale évidente. → **2. Tiliées.**
  - **B.** Liber obscurément stratifié en général. Moelle avec éléments tabulaires sériés longitudinalement; poches lysigènes allongées en pseudo-canaux. Bois peu compact, homogène; vaisseaux en séries radiales. Poils à branches libres souvent articulées. → **3. Gréwiées.**
- **II.** Liber obscurément stratifié ou entièrement mou. Pas de sécrétion gommeuse. Pas de faisceaux bicollatéraux dans le pétiole. Productions épidermiques rares et de petite dimension. Oxalate de chaux rare. Bois fibreux; rayons médullaires nombreux, étroits, riches en tanin. Vaisseaux étroits. Écorce et extrémité des rayons médullaires avec des cellules scléreuses.
  - **C.** Liber fibreux plus ou moins nettement stratifié. Écorce formée de trois zones concentriques normales. Files longitudinales d'éléments médullaires avec tanin et substance rouge brun. → **4. Élæocarpées.**
  - **D.** Liber entièrement mou. Écorce sans anneau collenchymateux. Bois très dense. → **5. Prockiées.**

TABLEAU SYNOPTIQUE

DIVISION DE LA TRIBU DES STERCULIACÉES EN SEPT SOUS-TRIBUS

- **I.** Canaux sécréteurs gommeux. Liber nettement stratifié. Cristaux et macles très abondants. Faisceaux bicollatéraux épars dans le parenchyme interne du pétiole.
  - **A.** Canaux gommeux constamment développés dans la moelle. Cellules gommeuses et poches lysigènes nombreuses. Bois formé de bandes circulaires alternativement fibreuses et parenchymateuses.
    - **a.** Bandes fibreuses annuelles nombreuses dans le liber très épais. Canaux gommeux larges et nombreux, développés à la fois dans la moelle, l'écorce très développée et les deux parenchymes pétiolaires. Faisceaux bicollatéraux nombreux dans le pétiole. Poils rares et de faibles dimensions. Cellules épidermiques en U. — **1. Sterculiées.**
    - **b.** Bandes fibreuses libériennes annuelles peu nombreuses. Canaux étroits, en petit nombre, limités à la moelle et au parenchyme pétiolaire interne. Écorce et liber normalement développés. Faisceaux bicollatéraux peu nombreux dans le pétiole. Poils nombreux en forme d'encrine ou d'écusson. — **2. Dombeyées.**
  - **B.** La moelle développe tantôt des canaux à gomme, tantôt des poches lysigènes.
    - **c.** Grande variété dans la nature et le nombre des réservoirs gommeux. Structure variable du liber et du bois secondaires. Pas de sécrétion gommeuse dans le limbe. Poils nombreux et variés. — **3. Hélictérées.**
    - **d.** Bandes fibreuses libériennes peu nombreuses. Canaux gommeux médullaires. Eléments sécréteurs rares ou absents dans la tige, nombreux dans le pétiole et le limbe. Bois léger, poreux. Poils rares ou absents. — **4. Théobromées.**
- **II.** Pas de canaux sécréteurs gommeux. Fibres libériennes peu nombreuses ; stratification obscure. Faisceaux bicollatéraux du pétiole rares ou absents. Bois compact, fibreux. Files longitudinales de cellules tanifères fréquentes dans la moelle.
  - **C.** Éléments sécréteurs rares dans la tige, nombreux dans la feuille.
    - **e.** Bandes fibreuses libériennes peu nombreuses, assez bien stratifiées. Oxalate de chaux abondant. Faisceaux bicollatéraux pétiolaires rares. Poils nombreux. — **5. Eubuettnériées.**
    - **f.** Stratification du liber très obscure. Oxalate de chaux rare. Faisceaux pétiolaires normaux soudés en un arc ouvert. Pas de faisceaux bicollatéraux. Poils rares. — **6. Hermanniées.**
  - **D.** Cellules et petites poches lysigènes gommeuses rares dans la tige et la feuille. Liber très obscurément stratifié. Oxalate de chaux très rare. Faisceaux pétiolaires normaux soudés en un cercle continu fermé. Pas de faisceaux bicollatéraux. Poils encriniformes. Périderme à éléments aplatis relevés aux deux extrémités. — **7. Lasiopétalées.**

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le classificateur peut aussi bien s'appuyer sur l'anatomie que sur la morphologie ; les deux méthodes conduisent aux mêmes résultats généraux et se prêtent mutuellement un appui précieux.

Si on les applique aux Malvacées, elles conduisent toutes deux à la détermination du même type primordial dont les autres espèces descendent avec modifications successives. Au point de vue anatomique, les *Malva*, surtout le *Malva oxyacanthoides*, réalisent le mieux le type fondamental primitif : le liber secondaire est très nettement stratifié; les *trois* zones de l'écorce, le parenchyme libérien des bandes molles, la moelle, les épidermes et le mésophylle du limbe foliaire contiennent de nombreux éléments gommeux normaux : cellules et poches lysigènes.

Dans cette famille, dont tous les membres ont la même adaptation, les caractères essentiels subissent, d'une espèce à l'autre, à partir du type primordial, des modifications, des atténuations graduelles qui correspondent à des changements dans la forme et la disposition des organes reproducteurs. Les différentes espèces de la famille forment ainsi une série descendante qui offre des points d'arrêt avec retours en arrière suivis d'une dégradation ; la série principale ou famille est de la sorte fragmentée en plusieurs séries ou tribus.

Certains points de systématique que la morphologie laisse douteux sont tranchés d'une façon certaine par l'anatomie et l'histologie comparées.

Il est évident que les *Malvacées*, les *Bombacées*, les *Tiliacées* et les *Sterculiacées* se ressemblent beaucoup plus par la structure de leurs tiges et de leurs feuilles que par l'organisation de leurs fleurs et de leurs fruits et qu'un anatomiste n'hésitera pas à les réunir dans une même famille naturelle; il n'hésitera pas non plus à les placer dans l'ordre indiqué plus haut.

L'anatomie divise les tribus en groupes secondaires, sous-

tribus et genres et leur assigne une place dans la série. Si les sous-tribus anatomiques correspondent le plus souvent à celles créées par la morphologie, il me semble qu'une telle correspondance est beaucoup plus rare quant aux genres.

Ces groupes secondaires doivent être considérés comme une réunion d'un certain nombre d'espèces chez lesquelles les caractères du type fondamental ont subi des atténuations ayant *à peu près* la même valeur ; certaines de ces espèces, les premières et les dernières, forment transition avec les groupes voisins, d'autres marquent un retour en arrière ; celles-ci comme celles-là détruisent l'homogénéité du groupe. Il faut donc considérer les sous-tribus et surtout les genres comme des réunions artificielles, commodes pour l'étude, mais manquant d'homogénéité et de précision.

EXPLICATION DES PLANCHES.

LÉGENDE GÉNÉRALE

Ép. Épiderme.
p. s. Parenchyme sous-épidermique.
Sub. Liège.
Col. Collenchyme.
p. p. Parenchyme cortical profond.
c. s. Cellule scléreuse.
End. Endoderme.
Per. Péricycle.
p. l. Parenchyme libérien.
T. cr. Tube criblé.
B. m. Bande molle libérienne.
B. f. Bande fibreuse libérienne.
Ca. Cambium.
R. m. Rayon médullaire.
St. Stomate.
p. Poil.
p. b. Parenchyme ligneux.
v. Vaisseau.
f. Fibre.
F. l. l. Faisceau libéro-ligneux.
L. Liber.
B_1. Bois primaire.
B_2. Bois secondaire.
M. Moelle.
C. g. Cellule gommeuse.
R. g. Poche lysigène gommeuse.
C. g. Canal gommeux.
P. l. Poche lacuneuse.
Ma. Macle d'oxalate de chaux.
Cr. Cristal isolé.
Am. Amidon.
g. Gomme.

Planche IV.

Fig. 1. Poil jeune sur la tige du *Malva crispa.* — *Ep.*, épiderme avec tanin.

Fig. 1'. Le même plus âgé.

Fig. 2. Poil fusiforme : *Malva oxyacanthoides.*

Fig. 3. Épiderme inférieur de la feuille du *Malva nicæensis.* — *st*, stomates; *p*, poil en pinceau à six branches étalées; *p'*, base d'un poil à quatre branches.

Fig. 4. Coupe transversale de l'écorce du *Malva oxyacanthoides.*— *Ep*, épiderme à éléments aplatis tannifères; *C. g*, cellule gommeuse située dans le parenchyme sous-épidermique; *R. g*, deux cellules gommeuses réunies en une poche lysigène; *End*, endoderme amylifère.

Fig. 5. Coupe transversale d'une tige très jeune de l'*Althæa cannabina*, montrant deux bandes libéro-ligneuses surmontées chacune d'un arc de péricycle

mou, *Per.* — *L*, liber primaire entièrement mou; *B*, bois primaire; ***End***, endoderme amylifère.

Fig. 6. Cellule gommeuse dans le bois secondaire de la racine : *Althæa officinalis.* Les éléments voisins contiennent de l'amidon et une macle.

Fig. 7. Cellule gommeuse dans le parenchyme sous-épidermique de l'*Althæa rosea;* deux des éléments ambiants sont partiellement dissociés par gommification.

Fig. 8. Coupe transversale du limbe foliaire de l'*Anoda acerifolia.*

Fig. 9, 9′, 10, 10′. Coupes transversales et longitudinales des poches lysigènes médullaires de l'*Anoda hastata.* La bande mucilagineuse qui tapisse intérieurement les réservoirs s'épaissit graduellement, emprisonnant un reste étoilé de protoplasme; les parois de bordure sont aussi partiellement gommifiées du côté externe : *g*.

Planche V.

Fig. 11. Coupe transversale du limbe foliaire du *Palava rhombifolia.* — *la*, lacunes entre les cellules palissadiques.

Fig. 12. Coupe longitudinale d'une poche lysigène gommeuse dans la moelle du *Kitaibelia vitifolia.*

Fig. 12′. Coupe transversale de la même.

Fig. 13. Coupe longitudinale de la moelle de l'*Hibiscus splendens*, montrant le mode de formation des poches lysigènes gommeuses.

Fig. 14. Écorce de l'*Hibiscus Cameroni.* — *p*, poil en bouquet; *Ép*, épiderme générateur du parenchyme subéreux, *Sub*.

Fig. 15. Stomate sur la tige du *Pavonia hastata*, surmonté d'un puits peu profond. — *Ep*, épiderme à éléments divisés transversalement.

Fig. 16. Coupe transversale de l'écorce de l'*Adansonia digitata.* — *Ép*, épiderme avec éléments scléreux; *Sub*, tissu subéreux; *C. scl*, cellules scléreuses différenciées dans le parenchyme sous-épidermique; *C. g*, cellules gommeuses dans la zone écrasée.

Fig. 17. Bois secondaire de l'*Eriodendron anfractuosum.* — *v. o*, large vaisseau ouvert; *p. l*, parenchyme ligneux.

Fig. 18. Épiderme à forte cuticule de la tige d'*Ochroma lagopus.* — *p. s*, parenchyme sous-épidermique.

Fig. 19. Périderme du *Quararibea guranensis* avec parois épaissies et ponctuées. — *pl*, plaque d'épaississement détachée dans la préparation.

Fig. 20. Liber secondaire du *Pityranthes verrucosa* montrant la position variable des tubes criblés, *T. cr*, dans les bandes molles.

Planche VI.

Fig. 21. Cellules gommeuses, *C. g*, développées dans la cinquième feuille à partir du point végétatif du *Tilia microphylla*.

Fig. 22. Faisceau bicollatéral dans le parenchyme pétiolaire interne du *Christiana madagascariensis ;* le bois *B* entoure le liber *L*. — *Per*, bande fibreuse péricyclique ; B, bois de l'un des faisceaux normaux.

Fig. 23. Faisceaux libéro-ligneux pétiolaires du *Tilia microphylla*, donnant naissance à des faisceaux bicollatéraux médullaires par invagination. — *End*, endoderme circulaire ; *Per*, péricycle ; *B*, bois.

Fig. 24. Poil conique articulé porté par une émergence du parenchyme sous-épidermique : *Triumfetta pilosa*.

Fig. 25. Coupe transversale de la tige du *Sparmannia africana ;* le liber secondaire *li* compte cinq bandes fibreuses séparées par cinq bandes molles *b. m.* L'écorce, limitée par un périderme *Sub*, en partie exfolié, ne contient pas de cellules à gomme.

Fig. 26-26'. Coupes longitudinale et transversale d'une poche lysigène gommeuse développée dans la moelle à éléments bien sériés du *Sparmannia africana*. — *C. a*, cellules amylifères qui bordent la poche.

Fig. 27. Coupe transversale de la tige de l'*Heritiera macrophylla*, en grandeur naturelle. — *tr. l*, triangles libériens dont le sommet est occupé par un massif fibreux péricyclique ; *B*, bois ; *M*, moelle.

Fig. 28. Poil en écusson de l'*Heritiera macrophylla*.

Planche VII.

Fig. 29. File longitudinale d'éléments médullaires contenant du tanin et une substance rouge brun, dans la tige de l'*Aristotelia Maqui*.

Fig. 30. Coupe longitudinale d'une bande molle libérienne de l'*Heritiera macrophylla*. — *C. g*, cellule gommeuse développée dans le parenchyme libérien, *p. l*. — *R. g*, réservoir gommeux formé par gélification des parois accolées de deux cellules voisines ; *T. cr*, tubes criblés.

Fig. 31. Limbe foliaire du *Cheirolæna linearis*. — *Ep*, épiderme supérieur à cuticule denticulée, à éléments souvent divisés ; le segment *C. g* sécrète de la gomme. La coupe passe par un faisceau libéro-ligneux *B. l*, pourvu de deux arcs péricycliques, *Per*, entouré d'un endoderme, *End*, riche en cristaux rhomboédriques.

Fig. 32. Coupe transversale d'un canal gommeux médullaire encore bordé des cellules secrétrices : *Dombeya mollis*.

Fig. 33. Coupe longitudinale d'un canal gommeux médullaire bordé de cellules amylifères : *Pterospermum platanifolium.*

Fig. 34. Faisceau médullaire anormal dans la tige du *Leptonychia urophylla.* Le bois, *B*, y entoure presque complètement le liber, *L*.

Fig. 35. Poil encriniforme du *Pterospermum platanifolium.*

Fig. 36. Tissu subéreux du *Seringia platyphylla.*

Fig. 37. Coupe transversale d'un canal gommeux médullaire bordé de petits éléments tannifères : *Seringia platyphylla.*

Fig. 38. Poil encriniforme avec branches libres terminales et latérales : tige de l'*Ayenia magna.*

Fig. 39. Réservoir gommeux médullaire formé par dissociation : *Ayenia magna.*

RECHERCHES SUR L'ORIGINE ET LE DÉVELOPPEMENT

DES

CANAUX SÉCRÉTEURS ET DES POCHES SÉCRÉTRICES

Par Mlle A. LEBLOIS.

INTRODUCTION

La fonction de sécrétion, grâce à laquelle des substances devenues inutiles à l'organisme vivant sont séparées du protoplasma des cellules, s'exerce chez les végétaux de deux façons différentes. Les matières sécrétées sont immédiatement rejetées en dehors, ou bien restent en des endroits plus ou moins déterminés du corps de la plante, mais sans jamais être repris pour constituer de nouveau du protoplasma.

Ces substances de sécrétion peuvent se trouver dans l'intérieur de cellules plus ou moins différenciées. Ainsi, par exemple, l'oxalate de chaux se rencontre souvent en cristaux dans des cellules qui ne diffèrent en rien de leurs voisines, qui, elles, en sont dépourvues. Ailleurs, au contraire, les cellules se différencient de très bonne heure et se présentent sous les aspects les plus divers. Tantôt ce sont des cellules isolées, mais qui par leur forme et leur contenu diffèrent beaucoup des cellules voisines ; telles sont, par exemple, les cellules tanifères du Sureau, les laticifères des Euphorbes, etc. Tantôt elles sont disposées en longues files comme dans les écailles du bulbe des *Allium*. Parfois, dans ces files, les cloisons transversales des cellules se résorbent, de sorte que le tissu sécréteur consiste en longs tubes constitués par un grand nombre de cellules dont tous les contenus communiquent. C'est le cas qui nous est offert par la Chélidoine. Ailleurs de nombreux

tubes formés comme précédemment, communiquent entre eux par des files cellulaires transversales ou obliques, et l'ensemble du système sécréteur est formé par une sorte de réseau. On en trouve un exemple dans les vaisseaux laticifères des Chicoracées, etc.

Mais dans un cas tout différent du précédent, ce n'est plus à l'intérieur de cellules que se rassemblent les sécrétions, c'est dans des espaces intérieurs au corps de la plante, clos de toutes parts mais intercellulaires. Ces cavités n'ont pas de paroi propre; ce sont les membranes des cellules voisines qui constituent les parois. Ces membranes sont minces et à travers elles le liquide sécrété filtre et s'accumule dans la cavité.

Ces espaces intercellulaires se présentent sous deux formes principales. Ils peuvent être allongés et avoir la forme d'un canal plus ou moins large qui s'étend dans tout le membre de la plante. On les désigne alors par le nom de *canaux sécréteurs*. Dans un autre cas, ils sont arrondis ou elliptiques, entourés de cellules sécrétrices. Les divers auteurs qui les ont étudiés leur ont donné des noms variés : *glandes vésiculaires*, *réservoirs vésiculaires*, *glandes intérieures*, etc. M. Van Tieghem les nomme *poches sécrétrices;* c'est la désignation que nous emploierons dans tout le cours de ce travail.

Les substances renfermées dans ces organes sécréteurs sont généralement des huiles essentielles ou des matières résineuses. C'est dans de tels canaux sécréteurs que sont renfermés les principes odorants des Ombellifères; c'est à la présence de poches sécrétrices remplies d'un liquide transparent que la feuille des Millepertuis doit de sembler comme percée de petits trous, quand on la regarde à la lumière.

Quelle est l'origine de ces espaces intercellulaires? Telle est la question à laquelle nous cherchons à répondre dans ce travail. Plusieurs auteurs ont déjà fait des recherches sur ce point. Nous verrons un peu plus loin que les résultats auxquels ils sont parvenus sont à peu près concordants en ce qui concerne les canaux sécréteurs, mais que, relativement à l'origine et au mode de développement des poches sécrétrices, les

réponses faites à la question que nous venons de poser plus haut sont aussi discordantes que possible.

Ceci ne doit pas étonner outre mesure. Nous verrons en effet que le système sécréteur naît de très bonne heure chez les végétaux ; qu'il se différencie très tôt, soit dans une jeune plante, soit dans un jeune organe en voie de formation, et qu'il arrive déjà à l'état adulte, quand d'autres appareils commencent seulement à acquérir leurs caractères distinctifs. Si donc l'on veut remonter aux premiers débuts de cet appareil, l'on doit toujours s'adresser à des organes fort petits, présentant par suite à l'étude des difficultés particulières.

Après avoir étudié le développement des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices dans diverses familles qui possèdent ces organes, nous avons rendu compte de quelques recherches expérimentales relatives au rôle des vaisseaux laticifères. Sur ce point, les résultats existant aujourd'hui dans la science sont également peu concordants ; deux opinions contraires ont cours et toutes deux s'appuient sur certains faits démontrés. Pour les uns, les laticifères contiennent des substances de réserve ; pour les autres, ce sont des matières de sécrétion. Nous ne prétendons point avoir résolu le problème, trop heureuse si les quelques faits que nous avons indiqués peuvent servir à mettre sur la voie de la solution.

Nous avons donc, après avoir fait l'*Historique* de la question, divisé notre travail en quatre parties :

Première partie.— Étude des familles qui ne possèdent que des poches sécrétrices.

Deuxième partie. — Étude des familles qui ont à la fois des poches sécrétrices et des canaux sécréteurs.

Troisième partie. — Étude des familles qui présentent des canaux sécréteurs seulement.

Quatrième partie. — Recherches sur le rôle des vaisseaux laticifères.

Enfin nous terminons en donnant brièvement les *Conclusions* de ce travail.

HISTORIQUE

Guettard est l'un des premiers auteurs qui se sont occupés avec détails des organes glanduleux des plantes (1). Il a essayé une classification de toutes les formes qu'il a observées. Mais quelques productions qu'il fait entrer dans le cadre de sa classification ne sont rien moins que glanduleuses ; c'est ainsi qu'on y voit figurer les stomates, les lenticelles, les fructifications de Fougères. Une telle confusion a duré assez longtemps; par le nom général de *glandes*, les anatomistes désignaient les choses les plus variées. En 1837, Meyen (2) considérait encore les stomates comme des glandes.

De Candolle (3) a fait précisément remarquer que l'on attribuait des propriétés sécrétrices à trop de productions diverses ; mais sur certains points il a dépassé la mesure, car pour lui les poches sécrétrices des Aurantiacées, des Myrtacées, etc., ne sont pas des organes sécréteurs. Il les désigne sous le nom de *réservoirs vésiculaires* et les considère comme contenant le suc propre des végétaux.

Mirbel (4) énumère les diverses formes d'organes glanduleux et il les divise en deux grandes catégories : les glandes *cellulaires* ou excrétoires rejetant leurs produits au dehors et les glandes *vasculaires* ou *sécrétoires* retenant à l'intérieur les substances sécrétées. C'est à lui que l'on doit d'avoir montré que les glandes du *Ptelea trifoliata* ne sont pas constituées par un tissu cellulaire plein, mais qu'elles sont formées par un massif de cellules présentant à son centre une cavité. Quant au mode de formation de cette cavité, il pense qu'elle est due à la destruction d'un tissu délicat qui en occupait primitivement la place.

(1) *Dix Mémoires sur les glandes des plantes* (*Mémoires de l'Acad. des sc.*, 1745-1756).

(2) *Ueber die Secretionsorgane der Pflanzen* (Berlin, 1837).

(3) *Organographie végétale*, p. 78.

(4) *Éléments de physiologie végétale et de botanique*. Paris, 1815.

Il est difficile de se prononcer avec certitude sur la nature même de ces poches sécrétrices, si l'on n'en a pas suivi le développement dans tous ses détails. C'est ce qu'a compris M. Frank (1). Il a étudié quelques exemples : *Myrtus communis*, *Hypericum perforatum*, *Ptelea trifoliata*, et il est arrivé à cette conclusion que dans tous ces cas la cavité intérieure se forme non par *destruction*, mais par *écartement* de cellules. Les cellules qui limitent la cavité se multiplient beaucoup, et le diamètre de la cavité va en augmentant avec le nombre des cellules de bordure.

Ces résultats n'ont pas tardé à être combattus. M. Martinet (2) a fait une étude très détaillée de tous les organes doués chez les plantes de propriétés sécrétrices. Une des catégories qu'il a établie comprend ces organes qu'il désigne sous le nom de *glandes intérieures* et que nous nommons aujourd'hui *poches sécrétrices*. Il en a étudié le développement, principalement chez l'Oranger, et il arrive à des conclusions complètement opposées à celles de M. Frank. Il affirme qu'il y a réellement destruction de tissu, résorption de cellules, phénomène qui se produirait de dedans en dehors et auquel il faudrait attribuer par suite, d'abord la formation, ensuite le développement progressif de la cavité centrale. M. Martinet termine cette partie de son travail par les mots suivants : « Toutes ces glandes intérieures (des Rutacées, Hypéricinées, Myrtacées), ainsi que les organes analogues que l'on observe dans quelques autres familles, les Myoporinées, par exemple, produisent une huile essentielle plus ou moins abondante, et le plus souvent très odorante. Le tissu subit toujours un phénomène de résorption analogue à celui que j'ai signalé dans les Orangers. »

M. J. Chatin a repris la question spéciale du développement de ces glandes (3). Il a choisi ses exemples dans les princi-

(1) *Beiträge zur Pflanzenphysiologie*. Leipzig, 1868.

(2) *Organes de sécrétion des végétaux* (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, t. XIV, 1871).

(3) *Études histologiques et histogéniques sur les glandes foliaires inté-*

pales familles qui possèdent de tels organes, le *Citrus Aurantium*, l'*Hypericum perforatun*, le *Ruta angustifolia*, le *Myrtus communis*, l'*Eucalyptus globulus*, etc.

Ses conclusions sont en tout conformes à celles de M. Martinet. Il a aussi étudié, dans quelques cas, le développement des canaux sécréteurs, et, ici encore, il pense que ces canaux se constituent par résorption d'un tissu central.

M. de Bary a rendu classique cette opinion en ce qui concerne les poches sécrétrices en la professant dans son *Traité d'Anatomie comparée* (1).

Lorsqu'un espace intercellulaire se forme par suite de la division et de la séparation en plusieurs parties d'une portion de paroi commune à deux ou plusieurs cellules, ou, si l'on veut, par suite de l'écartement de cellules voisines, les auteurs allemands disent que la cavité s'est produite suivant le mode *schizogène*. Si, au contraire, la cavité provient de la destruction et de la résorption d'un certain nombre de cellules, ils donnent à ce genre de formation le nom de *lysigène*.

Pour M. Frank, par conséquent, dans les Myrtacées, les Hypéricinées, les Rutacées, les cavités closes où se déverse l'huile essentielle se constituent d'après le procédé schizogène. Au contraire M. de Bary, s'appuyant principalement sur les recherches de M. Martinet, prétend que c'est suivant le mode lysigène.

Cependant il y a une petite famille, la famille des Myrsinées, à propos de laquelle M. de Bary énonce comme schizogène le mode de formation des poches sécrétrices. Quant à ce qui concerne les canaux sécréteurs des Composées, Ombellifères, Conifères et plusieurs autres familles, il y a accord entre les botanistes : c'est par écartement des cellules que ces canaux prennent naissance.

Assurément, il n'est pas évident que, dans les diverses familles, les poches sécrétrices doivent prendre naissance et se

rieures et sur quelques productions analogues (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, t. II, 1875).

(1) *Vergleichende Anatomie* (1877).

développer suivant le même procédé. Cependant l'appareil sécréteur présente un tel développement quand il existe, joue un rôle si particulier, ses cellules sont, au moins le plus souvent, si différenciées, qu'on est bien en droit de se demander si, à cette unité de rôle, ne pourrait pas correspondre une semblable unité dans le mode de formation, et si la variété signalée par les divers auteurs ne tient pas uniquement à des erreurs d'observation.

Ce qui peut encore le donner à penser, c'est le grand désaccord qui existe à ce sujet entre les divers anatomistes. Nous avons déjà signalé la discordance d'opinions entre M. Frank et quelques auteurs qui lui sont postérieurs. Les travaux effectués sur ce sujet dans les dernières années, loin de faire cesser ce désaccord, n'ont fait au contraire qu'augmenter la confusion en donnant naissance à des opinions différant de toutes les précédentes.

Ainsi nous avons dit que pour M. de Bary les poches sécrétrices se forment, chez les Rutacées, les Hypéricinées, les Myrtacées, suivant le mode lysigène, et chez les Myrsinées, suivant le mode schizogène. M. Kienast, auteur d'un travail récent (1) sur les réservoirs d'huile des *Hypericum* et des *Ruta* partage, il est vrai, l'opinion de M. de Bary relativement au *Ruta*, mais il est d'un avis opposé en ce qui concerne l'*Hypericum* .

M. Haberlandt (2) admet le procédé lysigène pour les Rutacées; mais, pour les Myrtacées et les Hypéricinées, il soutient que la cavité intercellulaire se constitue par le mode schizogène. Même il émet l'idée que dans maints cas les choses se passent d'une façon qui tient à la fois des deux procédés signalés avant lui. Il affirme que l'espace intercellulaire peut commencer à se constituer par la voie schizogène, et qu'ensuite il s'agrandit par la voie lysigène. « Je l'ai observé, dit-il, dans la feuille du *Ruta graveolens* (p. 320). » Et il ajoute :

(1) *Ueber die Entwickelung der Œlbehälter in den Blättern von Hypericum und Ruta*. Kœnigsberg, 1885.

(2) *Physiologische Pflanzenanatomie* (1884).

« Un tel mode se produit d'ailleurs plus souvent, et cela pourrait être la cause des contradictions entre les divers auteurs relativement au mode d'origine des diverses glandes. »

M. Van Tieghem (1) pense au contraire que, dans tous les cas, c'est par écartement des cellules que se produit et se développe la cavité de la poche sécrétrice.

Enfin, tout récemment, M. Tschirch (2) admet encore l'origine lysigène pour les poches sécrétrices des *Citrus*, pour les canaux sécréteurs des *Dipterocarpus*, etc.

De nouvelles recherches sont donc indispensables pour élucider la question de l'origine et du développement des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices. Elles feront connaître si, dans les diverses familles, ces organes se forment de façons différentes, ce qui expliquerait au moins en partie les descriptions multiples données par les divers botanistes, ou bien s'il y a, comme le dit M. Van Tieghem, un mode de formation général et unique, et si le désaccord entre les auteurs qui se sont occupés de cette question tient seulement à des observations inexactes et incomplètes.

Nous n'avons parlé jusqu'ici que de l'origine et du développement des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices. Ces organes ont été aussi étudiés à un point de vue tout à fait différent.

Plusieurs botanistes ont cherché à connaître comment ces organes sont répartis dans les divers membres des plantes, et, même pour chaque membre, dans quelle région anatomique précise on les rencontre. Certains ont pensé que la disposition de ces organes pouvait avoir une signification importante au point de vue des affinités des végétaux; nous verrons dans le courant de ce travail quelques applications de cette idée. M. Trécul (3) a fourni à la science un grand nombre de don-

(1) *Deuxième Mémoire sur les canaux sécréteurs* (*Ann. des sc. nat.*, 7e série, t. I, 1885).

(2) *Berichte der deutsch. bot. Gesellsch.*, VI, p. 2, 19 février 1888.

(3) *Notes nombreuses à l'Académie des sciences et dans les Annales des*

nées relatives à la distribution topographique des organes sécréteurs chez les végétaux. M. K. Müller, en se fondant précisément sur les canaux sécréteurs, a comparé entre elles plusieurs familles de plantes (1).

M. Van Tieghem a ajouté beaucoup de données nouvelles aux travaux de ses devanciers. Dans deux mémoires (2), il a passé en revue les familles qui possèdent soit des canaux sécréteurs, soit des poches sécrétrices, et il en a tiré de précieux renseignements relatifs aux affinités des plantes. Ces mêmes connaissances lui ont fourni dans plusieurs cas la possibilité de fixer la place d'un genre douteux que les données organographiques seules n'avaient pas permis de classer définitivement ou que les divers botanistes descripteurs plaçaient parfois dans des familles très différentes.

Notre travail a pour but principal d'étudier le développement des poches sécrétrices et des canaux sécréteurs. Néanmoins, nous avons toujours indiqué avec le plus grand soin, pour les diverses familles, les régions anatomiques dans lesquelles se trouvaient les organes étudiés, utilisant pour cela les travaux de nos devanciers et nos propres observations.

sciences naturelles (1857-1887). En particulier : *Résumé d'observations sur les vaisseaux et les sucs propres* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. VII, 1867). — *Des vaisseaux propres chez les Clusiacées* (*Id.*, 5e série, t. V et VI, 1866). — *Des vaisseaux propres dans les Ombellifères* (*Id.*, 5e série, t. V). — *Des vaisseaux propres des Araliacées* (*Id.*, 5e série, t. VII, 1867). — *Des vaisseaux propres chez les Térébinthinées* (*Id.*, 5e série, t. VII, 1867), etc.

(1) *Vergleichende Untersuchungen der anatomischen Verhältnisse der Clusiaceen, Hypericaceen, Dipterocarpaceen and Ternstrœmiaceen* (*Bot. Jahrb. für Systematik*, t. II, 1882).

(2) *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. XVI, 1872). — *Deuxième Mémoire sur...*, etc. (*Id.*, 7e série, t. I, 1885).

PREMIÈRE PARTIE

PLANTES QUI POSSÈDENT DES POCHES SÉCRÉTRICES SEULEMENT

I

MYOPORÉES

Les plantes de cette famille ne présentent de poches oléifères que dans leur tige et leurs feuilles, et ces organes sont localisés dans l'écorce et la moelle pour la tige, dans le parenchyme pour les feuilles. Les anatomistes qui s'en sont occupés, d'accord sur leur position topographique, expliquent différemment leur mode de formation. Pour MM. Martinet (1), de Bary (2), il y a destruction progressive des cellules sécrétrices, et par suite formation d'une cavité close dans laquelle s'accumulent les produits sécrétés. M. Van Tieghem (3) pense, au contraire, que les cellules sécrétrices différenciées et primitivement unies se sont peu à peu dissociées, écartées les unes des autres, laissant entre elles un espace qui grandit à mesure que les cellules de bordure s'écartent davantage. Ce n'est qu'en suivant toutes les phases de la formation d'un de ces organes que l'on peut se faire une idée précise de son origine et de son développement.

Myoporum.

Faisons donc une coupe transversale près de l'extrémité d'une jeune tige de *Myoporum serratum*, par exemple. On aperçoit çà et là, séparées de l'épiderme par une ou deux as-

(1) *Organes de sécrétion des végétaux* (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, t. XIV, 1871).
(2) *Vergleichende Anatomie* (1877).
(3) *Deuxième Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (*Ann. des sc. nat.*, 7e série, t. I, 1885).

sises cellulaires, des cellules qui ressemblent par la taille à toutes les cellules voisines, mais qui s'en distinguent par un contenu plus abondant et plus dense. Elles contiennent un gros noyau. Dans une partie un peu plus âgée, on constate (pl. VIII, fig. 1) que ces cellules, que l'on peut appeler *cellules mères de l'organe sécréteur*, *de la poche sécrétrice*, que ces cellules, dis-je, ont donné naissance chacune à quatre cellules filles. Le noyau unique s'est divisé et il en existe maintenant quatre, un dans chaque cellule fille. A ce moment ils sont encore très rapprochés de la cloison commune aux quatre cellules. Un peu plus tard, ces quatre cellules s'écartent l'une de l'autre et limitent ainsi en coupe un espace quadrangulaire. Les parois cellulaires qui bordent ce méat sont très minces, et les noyaux restent toujours très rapprochés de ces parois (fig. 2).

Les cellules de bordure s'accroissent alors, puis se divisent par des cloisons tangentielles et radiales, et comme elles s'écartent de plus en plus, la cavité qu'elles limitent augmente de volume. Sur une coupe transversale, on voit une lacune polygonale et autour quatre ou cinq rangées de cellules plus petites que les autres cellules corticales et qui sont allongées dans le sens tangentiel. Certaines présentent encore leur noyau. Cet état est représenté dans la figure 3 pour le *Myoporum ellipticum*.

Le développement de ces poches oléifères produit à la surface des tiges ou des feuilles autant de petites proéminences, représentées dans les figures 4 et 5 relatives au *Myoporum parvifolium*.

Quand l'organe sécréteur a atteint tout son développement (fig. 4), les cellules qui limitent la lacune sont très allongées dans le sens tangentiel, et à leur intérieur on rencontre des gouttelettes huileuses de grosseurs très variables. Ces substances sécrétées traversent ensuite les minces parois qui les séparent de l'espace intercellulaire et s'accumulent dans cette cavité.

On voit donc, par cet exposé, qu'à aucun moment du déve-

loppement il n'y a destruction de tissu. Toutes les cellules restent intactes et déversent leur contenu oléagineux dans la cavité qu'elles limitent. Si divers anatomistes sont arrivés à des conclusions opposées aux nôtres, c'est que vraisemblablement leur étude n'a porté que sur des organes adultes. Une coupe pratiquée à travers ces organes sécréteurs, si elle passe trop loin du centre de la cavité, ne montre pas trace de cette lacune. On ne voit qu'un massif de cellules à contenu épais et dense. Une autre coupe pratiquée un peu plus près fera apparaître la cavité et la montrera d'autant plus large que la coupe se rapprochera davantage du centre. Mais les parois des cellules qui bordent la lacune sont extrêment minces et délicates. Rien n'est plus facile que de les déchirer avec le rasoir. Si cet accident arrive, on apercevra sur les bords de la lacune des portions irrégulièrement déchirées de parois cellulaires, et l'on sera alors tout à fait tenté de croire qu'en effet les cellules se détruisent peu à peu pour former la cavité. Mais, en réalité, rien de moins exact. Les choses se passent comme nous les avons décrites, et chacun pourra s'en convaincre en suivant le développement de la poche sécrétrice. Il y a d'abord une cellule unique, puis quatre cellules filles entre lesquelles se constitue un petit méat qui va en augmentant à mesure que les cellules qui le bordent augmentent de nombre et s'écartent davantage les unes des autres.

II

MYRTACÉES

Dans son *Second Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes*, M. Van Tieghem (1) a utilisé les données anatomiques que lui a fournies cette étude pour préciser davantage les affinités de certaines familles de plantes, et parfois pour fixer la place de certains genres au sujet desquels les botanistes descripteurs n'étaient pas d'accord. Il termine son travail par

(1) *Loc. cit.*

les lignes suivantes : « Par ce petit nombre d'exemples, on voit tout ce que l'anatomie comparée, à la condition d'être *faite avec précision* et d'être *appliquée avec mesure*, peut rendre de services à la détermination des affinités, et par suite à la classification des plantes. »

Les deux conditions si bien indiquées par M. Van Tieghem sont en effet également nécessaires. A propos de la position des canaux sécréteurs, par exemple, il peut être parfois difficile de fixer *avec précision* la région de la tige dans laquelle ils se trouvent. S'ils sont, par exemple, à la pointe des faisceaux du bois, il faudra beaucoup d'attention pour déterminer s'ils appartiennent au bois du faisceau ou à la moelle; et cette détermination exacte est indispensable si l'on compare entre elles les structures de deux familles de plantes. D'autre part, si l'on a découvert entre deux plantes un caractère différentiel, cela ne suffit pas pour conclure qu'elles doivent être éloignées l'une de l'autre dans la classification. Il faut apprécier la valeur de ce caractère et appliquer *avec mesure* les connaissances acquises. L'If se distingue de tous les autres Conifères par l'absence de canaux sécréteurs. Personne, néanmoins, ne s'avisera jamais de classer l'If ailleurs que parmi les Conifères.

La famille des Myrtacées nous offre un bel exemple de l'application des principes de M. Van Tieghem et des secours qu'offre la connaissance des organes sécréteurs pour résoudre un problème de classification.

Dans leur *Genera plantarum*, MM. Bentham et Hooker divisent les Myrtacées en quatre tribus : Myrtées, Leptospermées, Chamælauciées et Lécythidées. M. Baillon met de plus dans la même famille le Grenadier que Bentham et Hooker placent dans les Lythrariées. D'autre part Brongniart faisait des Lécythidées une famille spéciale, quoique voisine des Myrtacées, et du Grenadier, sous le nom de Granatées, une famille particulière aussi, et également voisine des Myrtacées.

MM. Costantin et Dufour (1) ont cherché si quelques carac-

(1) *Contributions à l'étude de la tige des Lécythidées* (*Bull. de la Soc. bot. de Fr.*, t. XXXII, 1885, p. 115).

tères anatomiques ne venaient pas appuyer ou combattre l'une des opinions exposées ci-dessus.

Or, les Myrtacées des trois premières tribus admises par Bentham et Hooker présentent dans leur écorce des poches sécrétrices. On n'en rencontre ni dans les Lécythidées, ni dans le Grenadier. De plus il existe un autre caractère différentiel. Il y a un liber interne chez les Myrtacées ; il n'y en a pas chez les Lécythidées. D'où nécessité de revenir à l'opinion de Brongniart et de séparer les Lécythidées des véritables Myrtacées, plus que ne l'ont fait les auteurs du *Genera plantarum*. Quant au Grenadier, il n'a pas de poches sécrétrices, mais il a un liber interne. Ces deux caractères existent également dans la famille des Lythrariées. Cette ressemblance confirme pleinement l'opinion que Bentham et Hooker soutiennent par des raisons empruntées seulement à l'organisation florale de ces plantes.

Cet exemple fait bien voir quelle utilité l'on peut retirer de la constitution de l'appareil sécréteur pour la classification. Ce qui va suivre ne s'applique naturellement qu'aux véritables Myrtacées, les seules pourvues de poches sécrétrices.

Chez les Myrtacées on rencontre des poches sécrétrices dans l'écorce de la tige et dans le parenchyme des feuilles, surtout dans la partie de ces organes la plus rapprochée de l'épiderme supérieur.

M. Frank (1) décrit de la façon suivante la formation des poches sécrétrices chez le *Myrtus communis* :

« Le premier état est représenté par une cellule ronde à parois minces comme les cellules voisines, mais sans chlorophylle, riche en protoplasma granuleux et d'un diamètre un peu supérieur à celui des cellules à chlorophylle. Le protoplasma de la cellule mère de la poche se divise en quatre parties secondaires, entre lesquelles apparaissent des cloisons plus ou moins nettes. Une cloison se forme ensuite perpendi-

(1) *Beiträge zur Pflanzenphysiologie* (1868, p. 125).

culaire aux deux précédentes, de sorte que la cellule mère s'est divisée suivant trois directions perpendiculaires et qu'il s'est formé huit cellules filles se touchant au centre de la cellule mère primitive. Ces phénomènes terminés, la première goutte d'huile apparaît au centre, au point où se touchaient d'abord les cellules qui maintenant bordent le réservoir; puis l'huile s'avance du centre vers la périphérie, entre les parois qui séparent deux cavités cellulaires, voisines et arrive à faire des saillies en demi-cercles dans la cavité ; elle apparaît donc comme une substance sécrétée par ce groupe de cellules. La croissance du tissu environnant augmente les dimensions de l'organe producteur d'huile. Les cellules de bordure subissent, soit l'une, soit l'autre, une division ; leur membrane, primitivement hémisphérique, devient plane ; par suite, l'espace intercellulaire augmente et la substance sécrétée est aussi plus abondante. »

Cette description est précise et détaillée. M. Frank a cependant rencontré de nombreux contradicteurs.

M. Martinet (1), par exemple, pense que la description qu'il a donnée du *Citrus Aurantium* et d'après laquelle c'est par résorption de cellules que se développe la poche sécrétrice, pense, dis-je, que sa description s'applique aux organes sécréteurs des Myrtacées.

Telle est aussi l'opinion de M. J. Chatin (2) qui a étudié le développement de ces organes dans un certain nombre d'espèces, et pour qui c'est toujours de la même manière que se développent les glandes intérieures, par destruction et par résorption de tissu.

A propos du *Myrtus communis*, il indique qu'une cellule se multiplie de façon à former un petit massif de cellules sécrétrices, puis il ajoute : « La glande étant parvenue à son état complet de développement, les cellules centrales se désagrègent et disparaissent; les autres persistent encore quelque temps, puis se rompent, mettant en liberté l'oléorésine qu'elles ren-

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*

ferment, et la glande n'est plus représentée dès lors que par une lacune plus ou moins grande, généralement arrondie, et renfermant un certain nombre de globules d'huile essentielle. »

M. de Bary (1) dit aussi que, sans avoir fait d'observations personnelles, il pense que le développement est lysigène comme chez les Rutacées.

D'autre part, M. Haberlandt (2) admet pour les Myrtacées le mode de développement schizogène et, comme pour la famille précédente, comme pour celles que nous verrons plus loin, M. Van Tieghem (3) dit s'être assuré qu'il n'y a jamais destruction de tissu, mais écartement des cellules.

Une telle discordance d'opinions rendait nécessaire de nouvelles recherches. Nous nous sommes efforcée de suivre dans plusieurs espèces le développement des poches sécrétrices.

Les organes sécréteurs des Myrtacées qui présentent le plus grand développement sont ceux de l'écorce. Ce sont eux que nous choisissons pour l'étude, et nous allons prendre pour premier exemple ceux de l'*Eucalyptus callosa*.

Eucalyptus callosa.

La cellule mère d'une poche sécrétrice est séparée de l'épiderme par une seule assise de cellules. Cette cellule, plus riche en protoplasma que les voisines, se divise en quatre cellules filles qui se séparent, limitant un petit méat (pl. VIII, fig. 6). Puis, ces cellules s'allongent beaucoup, tangentiellement à la surface de la poche qui augmente de volume (fig. 7). Puis, ces quatre cellules, par des divisions radiales, donnent naissance à un plus grand nombre d'autres. Les parois des cellules de bordure qui limitent la cavité sont très minces. Celles de ces parois qui confinent aux cellules corticales ordinaires ont une épaisseur remarquable (fig. 8).

Dans chaque poche, le nombre de gouttelettes d'huile n'est

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*
(3) *Loc. cit.*

pas bien grand. Dans une coupe on n'en aperçoit généralement qu'une seule. Sa situation mérite de nous arrêter quelques instants.

Cette gouttelette huileuse n'est pas libre dans la cavité intercellulaire. La membrane cellulaire dans laquelle elle s'est formée a poussé dans l'intérieur de la lacune un prolongement qui s'est arrondi et qui est rattaché par un court et mince pédicelle à la cellule. C'est dans ce prolongement que se rend la goutte d'huile, sans qu'aucune cloison le sépare de la cellule qui lui a donné naissance. On a donc là une sorte de *poil glanduleux interne*. Il ressemble beaucoup à certains poils glanduleux épidermiques. Comme eux, il a sa membrane fortement cutinisée et rougissant par la fuchsine ammoniacale, tandis que les autres cellules de bordure conservent mince la paroi correspondante.

Les figures 9 et 10 de la planche VIII représentent la formation de ce poil. La cellule de bordure commence par proéminer en forme de papille surbaissée dans la cavité intercellulaire (fig. 9); puis la proéminence augmente et devient sphérique; elle ne tient plus à la cellule de bordure que par un pédicelle court et étroit. Aucune membrane ne l'isole ni elle ni son contenu huileux.

Ce mode de formation ne peut s'expliquer si les poches sécrétrices des *Eucalyptus* se constituent par destruction de tissu. Au contraire, rien de plus facile à comprendre, si c'est à un simple écartement des cellules que la poche doit son origine. D'ailleurs, le développement de l'organe tout entier n'est pas très difficile à suivre.

Myrtus.

Prenons comme second exemple les poches sécrétrices des plantes du genre *Myrtus*. En pratiquant des coupes transversales dans la tigelle ou dans une jeune tige de *Myrtus microphylla* par exemple, nous voyons que la poche sécrétrice a une origine plus externe encore que dans l'*Eucalyptus*. C'est

une *cellule épidermique* qui lui donne naissance. Cette cellule (pl. VIII, fig. 11) ne diffère pas sensiblement par sa taille des autres cellules de l'épiderme ; seulement elle possède un contenu plus abondant et oléagineux.

Comme dans l'*Eucalyptus callosa*, cette cellule mère se divise en quatre cellules filles qui, en s'écartant, donnent naissance à un méat intercellulaire. Les deux cellules extérieures se divisent chacune par une cloison tangentielle (fig. 12), de sorte qu'à cet état, si l'on n'avait pas suivi le développement, l'on pourrait croire que les cellules épidermiques situées en dehors de la poche sécrétrice sont simplement plus petites que les autres cellules de l'épiderme, mais que la poche a pris naissance dans une assise cellulaire plus interne. Les autres cellules de bordure se divisent, elles aussi, par des cloisons tangentielles, puis par des cloisons radiales, de sorte qu'elles sont notablement plus petites que les cellules corticales environnantes. Le volume de la lacune s'accroît, et l'organe sécréteur, en même temps qu'il pénètre dans les assises corticales plus intérieures, fait légèrement saillie vers l'extérieur. L'huile formée dans les cellules sécrétrices traverse les minces parois qui limitent la poche et se répand à son intérieur.

Chez le *Myrtus latifolia* (pl. VIII, fig. 12) et le *Myrtus communis* (fig. 13), les choses se passent comme chez le *Myrtus microphylla*. Toujours l'organe sécréteur tire son origine d'une cellule épidermique.

Melaleuca decussata.

Enfin chez le *Melaleuca decussata* (pl. VIII, fig. 14 et 15), la poche sécrétrice se forme encore de la même manière que précédemment. Toujours division de la cellule mère en quatre cellules filles ; écartement de celles-ci, puis division par des cloisons tangentielles et radiales, enfin augmentation progressive du volume de la lacune. Ici la cellule mère de la poche sécrétrice est corticale ; elle appartient à l'assise cellulaire sous-épidermique.

III

RUTACÉES

Les plantes de la famille des Rutacées possèdent des poches sécrétrices dans l'écorce de leur tige et dans le parenchyme de leurs feuilles, abondantes surtout près de la face supérieure du limbe.

C'est à propos de cette famille que la divergence est la plus grande entre les divers botanistes qui ont étudié le mode de développement de ces glandes. Nous avons vu dans l'historique que c'est Mirbel (1) qui, le premier, a nettement indiqué pour l'écorce du *Ptelea trifoliata* que l'huile essentielle était contenue, non dans des cellules, mais dans une cavité close de toutes parts, et qu'il pensait que cette cavité avait pour origine un massif de cellules toutes unies entre elles au début, mais se détruisant progressivement plus tard. M. Frank (2) a étudié lui aussi l'écorce du *Ptelea trifoliata*, et il est arrivé à des résultats bien différents de ceux de Mirbel. Voici comment il décrit la formation de la poche sécrétrice :

« Dans l'écorce du *Ptelea trifoliata*, les réservoirs sécrétant l'huile essentielle proviennent, à l'époque où les entre-nœuds sont encore très courts, d'une cellule mère qui se distingue des autres cellules corticales par une grosseur notable. A cet état de développement, elle renferme comme les autres cellules un protoplasma dense et finement granuleux.

« Des coupes transversales montrent un peu plus tard le corps protoplasmique séparé en quatre parties qui commencent à s'amollir vers le milieu, tandis qu'elles se revêtent d'une membrane très mince; par suite, il se forme un espace intercellulaire qui se montre bientôt rempli d'huile essentielle. Le tissu tout entier est encore riche en protoplasma; seulement les cellules de bordure, ainsi que les quelques assises environ-

(1) *Exposition et défense*, etc., p. 179.
(2) *Beiträge zur Pflanzenphysiologie* (1868, p. 127).

nantes, sont incolores et à parois très minces, tandis que les autres cellules corticales renferment déjà de la chlorophylle et présentent des parois cellulaires un peu plus épaisses.

« Jusqu'à l'état de complet développement, les cellules de bordure s'accroissent encore un peu ; leur protoplasma devient un peu moins dense ; les parois cellulaires qui les séparent restent unies et leur partie libre est bombée du côté de la lacune centrale. »

Cette description ne manque assurément pas de netteté. La division de la cellule mère de l'organe sécréteur et le premier début de la cavité sont indiqués avec précision; et l'opposition entre les cellules corticales ordinaires qui sont chlorophylliennes, et les quelques assises qui entourent la cavité et sont formées de cellules incolores, donne à penser que ces dernières proviennent des divisions des premières cellules filles sécrétrices. Pour M. Frank, par conséquent, c'est suivant le mode schizogène que se constituent les poches sécrétrices dans l'exemple qu'il a étudié.

Mais le mode de formation lysigène ne tarda pas à trouver des défenseurs. M. Rauter (1), en 1871, reprit, en la précisant, l'explication de Mirbel. Il a étudié les poches sécrétrices du *Dictamnus Fraxinella* et il en décrit la formation de la manière suivante :

« Les glandes intérieures de la Fraxinelle se trouvent en plus grand nombre sur la face supérieure de la feuille dépourvue de stomates, où elles sont perceptibles à la loupe comme de petites ponctuations qui, par transparence, paraissent plus claires que le reste du tissu de la feuille. Elles se montrent aussi irrégulièrement sur la face inférieure de la feuille et sur la tige.

« Placées immédiatement au-dessous de l'épiderme, ces glandes représentent des espaces en forme de globes creux. Elles sont remplies d'une masse, la plupart du temps verdâtre. Dans cette masse nage une grosse goutte d'huile essentielle.

(1) *Zur Entwickelungsgeschichte einiger Trichomgebilde* (*Denkschriften der Wiener Academie*, t. XXXI, 1872).

déjà résineuse. Le début de leur développement a lieu lorsque les cellules en palissade de la face supérieure de la feuille ont leur forme caractéristique. Le premier état de chacune de ces glandes intérieures provient toujours de deux cellules, à savoir : l'une épidermique, l'autre placée immédiatement au-dessous.

« La cellule épidermique se divise en quatre cellules placées en croix, dont chacune se divise par une cloison parallèle à la surface de l'organe qui les porte. Il en résulte quatre cellules supérieures qui, dans la suite, se multiplient encore et forment l'enveloppe à une seule assise de cellules qui limite vers l'extérieur la cavité de la glande, et quatre cellules inférieures qui prennent part à la formation du tissu de la glande et jouent du reste un rôle secondaire, car la masse principale du corps de la glande est un produit des cellules en palissade déjà mentionnées.

« A des états plus âgés, commence la résorption graduelle des parois cellulaires. Cette résorption progresse du centre de la glande vers l'extérieur et, par suite, de petites gouttes d'huile viennent s'agglomérer en une grosse goutte. »

Cette description ne paraît pas moins précise que celle de M. Frank; même les divisions de cellules y sont indiquées avec plus de détails. C'est cela, sans doute, qui a contribué à faire admettre que ce mode de formation lysigène des poches sécrétrices de la Fraxinelle était réellement le véritable.

D'ailleurs plusieurs observateurs ont émis la même opinion que M. Rauter. Ainsi M. Martinet (1) dans son Mémoire sur les *Organes de sécrétion des végétaux* a cité le *Dictamnus*. C'est à propos des poils glanduleux de cette plante qu'il parle de résorptions de cellules. Mais dans la partie de son travail relative à ce qu'il appelle les *glandes intérieures*, ces organes mêmes que nous désignons sous le nom de *poches sécrétrices*, il étudie le développement de ces glandes dans le fruit du *Citrus Aurantium*, et la description qu'il en donne ressemble beaucoup à celle de M. Rauter relative à la Fraxinelle.

(1) *Organes de sécrétion des végétaux* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. XV, 1871).

Pour le *Ruta angustifolia* M. J. Chatin (1) est du même avis : « Les glandes foliaires, dit-il, d'abord unicellulaires, arrivent rapidement à constituer un ensemble cellulaire continu ; mais les choses demeurent peu en cet état ; les cloisons des cellules centrales se déchirent, disparaissent et bientôt il ne reste plus, à la place qu'elles occupaient, qu'un vide rempli de granules oléorésineux. »

Ce mode de formation des organes sécréteurs chez les Rutacées est entièrement admis par M. de Barry, qui dit dans son traité classique d'anatomie (2) : « Le développement des lacunes oléifères est, dans tous les cas, lysigène, quoique M. Frank voie dans le *Ptelea trifoliata* le développement schizogène. La description la plus exacte du développement est donnée par M. Rauter pour les lacunes oléifères situées sur la face supérieure de la feuille du *Dictamnus*. »

Enfin, dans un travail récent, M. Kienast (3) a encore confirmé une telle explication. Il s'exprime ainsi au sujet du *Ruta* :

« L'ébauche des réservoirs d'huile a lieu dans la feuille de très bonne heure, mais non simultanément. La cellule mère se divise en quatre cellules filles qui, au même degré de développement que les cellules du réservoir d'huile de l'*Hypericum*, leur sont exactement semblables, mais présentent des parois délicates.

« Des cloisons, traversant les cellules dans les directions les plus différentes, forment un massif à nombreuses cellules ; au centre se forme une goutte d'huile qui peut grossir par la résorption des cellules isolées jusqu'à remplir l'espace central. Le développement est lysigène. »

On voit par cet exposé que la formation par destruction de cellules des poches sécrétrices des Rutacées a de nombreux

(1) *Études histologiques et histogéniques*, etc. (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, t. II, 1875).

(2) *Vergleichende Anatomie.*

(3) *Ueber die Entwickelung der Œlbehälter in den Blättern von Hypericum und Ruta.* Kœnigsberg, 1885.

partisans. Cependant l'accord n'est pas complet entre les botanistes.

Ainsi, par exemple, M. Haberlandt dans son *Anatomie physiologique des végétaux* (1) admet, il est vrai, d'une façon générale le développement lysigène; mais il dit cependant que dans maint cas, l'espace glanduleux s'est d'abord formé par voie schizogène, mais qu'il s'agrandit par le procédé lysigène : « J'ai observé, dit-il, un tel mode de développement dans la feuille du *Ruta graveolens.* » Et il ajoute : « Un tel fait se produit peut-être plus souvent et ce serait alors la cause des contradictions nombreuses qui existent entre les différents auteurs, relativement à la formation des diverses glandes. »

Enfin, M. Van Tieghem (2), dans son second *Mémoire sur les canaux sécréteurs*, émet l'opinion que toujours chez les Rutacées, comme chez les Myrtacées et les Hypéricacées, c'est par écartement des cellules que prennent naissance les poches sécrétrices.

Ces grandes divergences de vues entre les divers botanistes rendent nécessaires de nouvelles recherches. Nous avons suivi le développement des *poches sécrétrices* dans plusieurs espèces de la famille des Rutacées, et toutes nous ont fourni le même résultat. Voici quelques exemples :

Citrus Aurantium.

Les poches sécrétrices sont situées dans l'écorce de la tige et dans la feuille, surtout à la partie supérieure du limbe. Ces organes les présentent de très bonne heure. On les rencontre, par exemple, à un degré assez avancé de développement dans une feuille qui n'a pas plus de 1 ou 2 millimètres de longueur.

Si nous les étudions dans une tigelle, nous constatons qu'elles prennent naissance dans l'épiderme. Une cellule de cette membrane a la même forme et la même taille que ses

(1) *Physiologische Pflanzenanatomie.*
(2) *Annales des sciences naturelles*, 7e série, t. I, 1885.

voisines, mais son contenu protoplasmique est plus dense. Cette cellule, par deux cloisons en croix, se divise en quatre cellules filles (pl. VIII, fig. 16) qui s'accroissent vers l'intérieur de la tigelle en repoussant les tissus sous-jacents (pl. VIII, fig. 17) ; puis elles s'écartent l'une de l'autre de façon à laisser au centre un petit méat intercellulaire qui, à peine formé, reçoit déjà l'huile essentielle que lui abandonnent les cellules de bordure. Puis ces cellules s'aplatissent dans le sens tangentiel et s'écartant davantage augmentent le volume du méat (fig. 19). Les deux cellules extérieures se divisent par une cloison parallèle à la surface de la tigelle et les deux cellules les plus extérieures ainsi formées sont alors notablement plus petites que les autres cellules épidermiques (fig. 19); les deux autres cellules continuent à former la paroi de la poche sécrétrice. Puis, toutes ces cellules de bordure s'accroissent et se divisent radialement et tangentiellement de telle façon qu'à l'état adulte (fig. 20) la poche est très grande et est entourée de plusieurs assises de cellules allongées parallèlement à la surface de la poche. L'assise la plus interne présente des cellules dont les membranes qui servent de parois à la cavité sont extrêmement minces. A cause du contenu assez épais et de la poche et des cellules qui la limitent, elles sont très difficiles à voir, et pour les apercevoir nettement, il est bon de les colorer fortement, par le brun d'aniline par exemple.

Il n'est pas inutile, pour bien faire voir la précocité de la formation de l'appareil sécréteur, d'indiquer par exemple le degré de différenciation auquel sont parvenus le bois et le liber au moment où la poche sécrétrice a atteint le développement donné.

Si nous pratiquons une coupe transversale de la tigelle au moment où les poches sécrétrices se présentent à l'état indiqué dans la figure 17, voici ce que nous constatons (fig. 18) :

L'écorce se termine intérieurement par un endoderme à grandes cellules dont les parois radiales présentent les plissements bien connus. Dans le cylindre central se voit, d'abord, une assise formée de cellules parenchymateuses plus petites

que celles de l'endoderme et, contre cette assise, commencent à se différencier de petits îlots de liber qui, par le bleu d'aniline, se colorent un peu plus fortement que les parties purement parenchymateuses de l'écorce ou du cylindre central. Les vaisseaux du bois sont isolés et ne forment pas une zone continue; leurs parois sont peu lignifiées. On peut dire que l'appareil sécréteur est à ce moment à un état de développement plus avancé que l'appareil libéro-ligneux.

Boronia elatior.

Les poches sécrétrices sont réparties dans les mêmes organes que chez les *Citrus;* cependant elles sont assez rares dans la tige; on en rencontre difficilement une de loin en loin. Dans la feuille, elles sont nombreuses, et éparses dans tout le limbe, dans le parenchyme en palissade, comme dans le tissu lacuneux.

Quant à la structure et au mode de développement de ces poches sécrétrices, les choses se passent d'une manière très semblable à ce qui se produit chez les *Citrus*.

Coleonema album.

Comme chez le *Boronia*, il y a fort peu d'organes sécréteurs dans la tige; ils sont au contraire abondants dans les feuilles et disséminés dans tout le parenchyme. Ce parenchyme est d'abord homogène, et à un état plus avancé du développement de la feuille il devient tout entier lacuneux. Les poches sécrétrices se forment comme dans les espèces étudiées précédemment.

Diosma cordata.

Il y a très peu de poches sécrétrices dans la tige. En revanche sur cette tige il y a de nombreux poils glanduleux analogues à ceux de la Fraxinelle. Une *cellule épidermique* s'est divisée et a donné naissance à un organe constitué par un petit pédicelle que surmonte une masse arrondie d'un petit

nombre de cellules sécrétrices. Les poches sécrétrices se forment encore par division d'une cellule mère unique, en quatre cellules filles, écartement de ces dernières, etc.

Les diverses espèces que nous venons d'étudier appartiennent à des tribus diverses de la famille des Rutacées : le *Citrus* est de la tribu des *Aurantiées*, le *Boronia* de la tribu des *Boroniées*, le *Diosma* et le *Coleonema* de la tribu des *Diosmées*. Partout nous avons trouvé le même mode de développement. Il n'y a jamais résorption de tissus, mais toujours écartement des cellules et par suite production d'une cavité dans laquelle s'accumulent les substances sécrétées. Nous sommes obligée de renoncer à l'explication fournie par le plus grand nombre des observateurs qui ont récemment étudié la question dont nous nous occupons, et de revenir à l'opinion émise par M. Frank il y a près de vingt ans.

IV

MYRSINÉES

Comme dans les familles précédentes, les Myrsinées présentent des poches sécrétrices dans la tige et les feuilles. Mais ici, on ne les rencontre pas exclusivement dans l'écorce de la tige. On en trouve, ou plutôt on peut en trouver aussi également dans la moelle. Je dis : on peut en trouver, parce que leur présence dans cette région n'est pas constante chez tous les genres de la famille. Les uns, comme le *Myrsine*, n'en ont que dans l'écorce ; les autres, tel par exemple le genre *Choripetalum*, en possèdent à la fois dans l'écorce et dans la moelle. Bien plus, il peut arriver, dans un même genre, que l'on rencontre les deux dispositions. Certaines espèces du genre *Ardisia* en ont uniquement dans l'écorce, tandis que d'autres espèces en présentent et dans l'écorce et dans la moelle.

Les anatomistes sont actuellement d'accord pour reconnaître que chez les Myrsinées c'est par le procédé schizogène que prennent naissance et se développent les poches sécré-

trices (1). Cela nous permettra de nous contenter de décrire un seul exemple. Voici comment les choses se passent dans le pétiole du *Myrsine africana*.

Myrsine africana.

Les poches sécrétrices sont disposées en un arc au-dessus de l'arc libéro-ligneux. Elles prennent naissance dans l'écorce, et la cellule mère de chacune est séparée de l'épiderme par deux à trois assises cellulaires. La cellule mère se divise en quatre cellules filles, entre lesquelles se forme bientôt un petit méat (pl. VIII, fig. 21). Les cellules de bordure augmentent en nombre et la lacune augmente en volume (fig. 22); sur une coupe transversale du pétiole qui passe par l'axe d'une poche adulte, il y a environ une dizaine de cellules de bordure (pl IX, fig. 23). Les parois tournées vers la lacune sont très minces; au contraire les parois communes aux cellules qui limitent la cavité et aux cellules voisines sont remarquablement épaisses.

En résumé, nous avons étudié, chez plusieurs familles de plantes qui ne possèdent comme organes sécréteurs que des poches sécrétrices, le mode de développement de ces organes. Pour trois d'entre elles, il y avait désaccord complet entre les descriptions données par les divers auteurs. Pour ces trois familles, nous avons toujours trouvé le même mode de développement, celui-là même reconnu comme exact par tous dans la quatrième famille. Nous pensons donc pouvoir affirmer que, chez toutes, ces organes, qui ont un rôle identique, ont également une structure et une évolution identiques.

(1) Voy. de Bary, *loc. cit.*, p. 219. — Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 57.

DEUXIÈME PARTIE

PLANTES QUI ONT A LA FOIS DES CANAUX SÉCRÉTEURS ET DES POCHES SÉCRÉTRICES

V

COMPOSÉES

La famille des Composées est peut-être celle qui possède les appareils sécréteurs les plus développés et surtout les plus variés. L'épiderme présente fréquemment des poils glanduleux. Dans le parenchyme cortical on rencontre souvent des cellules éparses qui, sans être différenciées par rapport à leurs voisines, jouent cependant un rôle sécréteur particulier puisqu'elles se remplissent d'huile essentielle. Plusieurs tribus offrent des canaux sécréteurs d'origine endodermique ; dans une des tribus, le péricycle contient un système très développé de laticifères ; il peut également se former des laticifères dans le liber secondaire. La moelle enfin, dans bon nombre de genres est le siège de canaux sécréteurs. Il existe enfin, çà et là, des poches sécrétrices et des cellules isolées à contenu laiteux et résinifère.

On peut dire d'autre part, à de rares exceptions près, que les trois membres de la plante, racine, tige et feuille, possèdent soit l'un, soit l'autre de ces systèmes sécréteurs.

Nous croyons donc utile de rappeler brièvement la disposition générale de ces appareils dans l'ensemble de la famille des Composées.

Les Liguliflores possèdent des *vaisseaux laticifères;* les trois autres tribus, Tubuliflores, Radiées, Labiatiflores, présentent des *canaux sécréteurs.*

Les *laticifères* des Liguliflores sont constitués par des cellules qui se sont fusionnées entre elles de façon à former un réseau ; pour la *racine*, c'est dans le *liber primaire* qu'on les

rencontre ; pour la *tige* et les *feuilles*, c'est dans le *péricycle*. Ces deux systèmes distincts ne sont pas séparés ; à la partie inférieure de la tigelle ils existent simultanément et contractent entre eux de nombreuses anastomoses. Ce système péricyclique de la tige se continue dans la région correspondante des feuilles. Nous ajouterons que dans ces deux organes, le *liber secondaire* contient fréquemment des laticifères.

Les *canaux sécréteurs* des autres tribus tirent leur origine de l'*endoderme*, ils sont situés dans la *racine en face des faisceaux libériens*, et dans la *tige* et la *feuille* généralement *en face des faisceaux libéro-ligneux*, quelquefois *alternant avec eux*. Diverses Labiatiflores n'en présentent pas trace ou bien en possèdent dans la racine sans en avoir dans la tige et les feuilles.

Chez certaines Radiées, le *Tagetes* par exemple, les canaux de la tige ne se continuent pas sans interruption dans les feuilles. Ces derniers organes, au lieu de canaux continus, ne présentent plus que des poches sécrétrices. « Les poches oléifères de la feuille des Tagétinées ne sont que des canaux sécréteurs interrompus, et en quelque sorte émiettés (1). »

Certaines Tubuliflores et certaines Radiées, outre leurs canaux endodermiques, présentent dans leur tige des canaux oléifères, formés dans la moelle. Quand il n'y en a que dans l'endoderme, ces canaux s'arrêtent parfois au niveau de l'insertion des feuilles qui en sont alors dépourvues : c'est le cas par exemple de l'*Echinops exaltatus*, mais le plus souvent ils pénètrent dans la feuille. Si la tige possède des canaux médullaires, ces canaux se retrouvent dans la feuille à la partie supérieure du limbe. Ex. : *Helianthus tuberosus*, *Dahlia variabilis*.

En outre plusieurs Tubuliflores (2) : *Carduus*, *Cirsium*, *Lappa*, etc., possèdent dans leurs tiges des cellules isolées qui renferment un contenu résinifère et laiteux.

(1) Van Tieghem, *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. XVI, 1872).

(2) Trécul, journal *l'Institut* (1862).

Comme les laticifères des Liguliflores, ces cellules sont situées dans le péricycle et aussi dans le liber secondaire. Les deux tribus des Tubuliflores et Liguliflores ne présentent donc pas entre elles, au point de vue de leurs organes de sécrétion, une différence aussi absolue que nous l'avons dit un peu plus haut. Il y a d'ailleurs d'autres exemples de transition.

Le caractère général des Liguliflores est en effet de ne point posséder de canaux sécréteurs. Leur endoderme est simple, à l'opposé de celui des Tubuliflores, qui est dédoublé dans les régions sécrétrices. Cependant chez le *Cichorium Intybus*, le *Lampsana communis*, dans la racine, l'endoderme se divise en face des faisceaux libériens, mais les cellules n'arrondissent pas leurs angles, et il ne se forme aucun méat. Dans le *Tragopogon porrifolius* un pas de plus est fait : il y a dédoublement des cellules de l'endoderme et formation de méats ; seulement il ne s'y déverse pas d'huile. Enfin chez le *Scolymus grandiflorus*, le *Scorzonera hispanica*, il y a un véritable système de canaux sécréteurs rapprochés en arc.

D'autre part la majorité des Tubuliflores ne présentent pas de laticifères. Cependant dans plusieurs genres : *Carduus*, *Cirsium*, *Lappa*, Meyen, M. Trécul (1), M. Van Tieghem (2) ont signalé qu'il existait des laticifères. « Les racines du *Cirsium arvense*, dit M. Van Tieghem, et la région inférieure de sa tige sont pourvues des canaux oléifères habituels à ses congénères, mais sans qu'il y ait de vaisseaux laticifères dans le liber des faisceaux. Dans la région supérieure de la tige, les canaux oléifères continuent à s'élever le long des cornes de l'arc libérien de chaque faisceau, et en même temps un latex abondant s'écoule de vaisseaux laticifères situés au bord externe de cet arc libérien. Les deux appareils coexistent ici dans la tige, comme ils coexistaient dans la racine des *Scolymus*. Mais, dans la feuille, les canaux oléifères cessent bientôt et l'on voit, en revanche, les laticifères se multiplier au bord externe de cet arc libérien. Ainsi les deux appareils, isolés dans la racine et

(1) Journal *l'Institut* (1862).

(2) *Mémoire sur les canaux sécréteurs*, p. 136.

dans la feuille, coexistent dans la tige, au moins dans sa région supérieure. » N'est-il pas intéressant de constater, au point de vue anatomique, des transitions entre deux cas extrêmes bien tranchés, comme l'on en constate parfois pour les caractères organographiques dans diverses familles de plantes?

M. Trécul (1) est un des premiers botanistes qui se soit occupé avec détails des canaux sécréteurs et des vaisseaux laticifères des Composées. Il a nettement indiqué que les canaux sécréteurs étaient dépourvus de parois propres, et il a signalé plusieurs genres comme présentant, à la fois, et laticifères et canaux sécréteurs; mais malgré la différence de constitution de ces deux sortes d'organes, il pensait qu'il y avait entre eux des relations d'union.

Un autre travail sur la même question est dû à M. Müller (2). Nous ferons remarquer que M. Müller place en dehors de l'endoderme les canaux oléifères des racines qui cependant doivent leur origine à des cellules de cette assise. Cette inexactitude provient de ce que l'auteur a confondu l'*endoderme* avec le *péricycle*, ou, si l'on préfère ces expressions, la *gaine protectrice* avec l'*assise rhizogène*. De plus, il pense que ces canaux oléifères naissent en six endroits en face des faisceaux du bois et en face des faisceaux du liber. En réalité il ne s'en forme qu'en trois endroits, uniquement en face des groupes libériens que l'auteur appelle fort inexactement « second système centripète de rayons ligneux ».

M. Van Tieghem dans deux mémoires successifs (3) a fourni à la science un très grand nombre de données sur les organes sécréteurs des Composées. Il a montré qu'on ne peut en aucune façon admettre l'opinion de M. Trécul relative aux relations entre les vaisseaux laticifères et les canaux sécréteurs. « Les

(1) Journal *l'Institut* (1862).

(2) N. Müller, *Untersuchungen über die Vertheilung der Harze, ætherischen Œle, Gummi and Gummiharze, und die Stellung der Secretionsbehälter in Pflanzenkörper* (*Jahrb. f. wissench. Bot.*, 1866-1867, t. V).

(3) Van Tieghem, *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. XVI, 1872). — *Deuxième Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (*Id.*, 7e série, t. I, 1885).

appareils laticifère et oléifère des Composées, dit-il, ne sont pas, comme M. Trécul semble l'admettre, les deux parties d'un seul et même système qui se prolongerait en se modifiant dans des organes différents, mais bien deux systèmes indépendants qui peuvent coexister à un niveau donné dans le même organe. Tout ce qu'on peut dire, c'est qu'il peut exister entre eux un certain balancement physiologique. »

M. Van Tieghem a fixé avec précision les régions anatomiques dans lesquelles se trouvaient les divers organes sécréteurs et fait ressortir avec force, d'après l'exemple des Liguliflores, chez lesquelles les laticifères existent pour la racine dans le liber primaire, tandis que pour la tige et la feuille c'est dans le péricycle, la nécessité d'étudier avec soin la répartition des organes sécréteurs dans tous les membres d'une plante et de ne jamais conclure, d'après ce que l'on a vu dans l'un, ce qui se passe dans l'autre.

Dans diverses communications à la Société botanique de France (1), ainsi que dans son Mémoire sur la tige des Composées (2), M. Vuillemin a encore fait connaître un grand nombre de faits intéressants relatifs aux organes sécréteurs des Composées. C'est lui, par exemple, qui a signalé ce fait, que dans les *Senecio cordatus* et *Cineraria*, le canal oléifère a pour cellule mère la cellule *interne* provenant d'une division tangentielle d'une cellule endodermique ; la cellule externe, formée en même temps, prend les plissements caractéristiques de l'endoderme, de sorte que le canal sécréteur est *en dedans* de l'assise à plissements. C'est généralement le contraire qui a lieu, de façon que le canal se trouve *en dehors* de cette même assise.

Tels sont les principaux travaux qui ont fait connaître la nature et le mode de répartition des organes de sécrétion dans

(1) Vuillemin, *Remarques sur la situation de l'appareil sécréteur des Composées* (*Bull. Soc. bot.*, t. XXXI, 1884, p. 108).— *Note sur le système des canaux sécréteurs* (*Id.*, t. XXXI, p. 266). — *L'endoderme du Senecio Cineraria* (*Id.*, t. XXXIII, 1886, p. 538).

(2) Vuillemin, *Tige des Composées* (1884).

la famille des Composées. Nous avons étudié le développement des canaux oléifères du genre *Tagetes*. Les choses se passent un peu différemment dans la racine et dans la tige.

Tagetes.

Examinons, par exemple, une coupe transversale de la radicule du *Tagetes patula* (pl. VIII, fig. 24). La différenciation est très peu avancée dans le cylindre central; on n'y constate encore aucun faisceau ligneux; les groupes libériens commencent à se distinguer. La zone la plus interne de l'écorce est formée de grandes cellules quadrangulaires, disposées très régulièrement en files radiales et en bandes concentriques; elles ont leurs angles un peu arrondis, de sorte qu'entre elles il existe de petits méats quadrangulaires. La dernière assise de cette écorce est l'endoderme. Entre cet endoderme et les faisceaux libériens existe une assise de péricycle qui est continue tout le tour de la racine, et dont les cellules sont plus grandes que les cellules libériennes et alternent avec celles de l'endoderme.

En face des faisceaux libériens, l'endoderme, au lieu d'être formé d'une assise unique de cellules, s'est dédoublé tangentiellement. Sur la coupe représentée dans la figure 25, on voit que sept cellules endodermiques présentent ce phénomène. Les cellules filles ainsi formées arrondissent leurs angles, et il se forme ainsi de petits méats. D'après leur origine, cinq d'entre eux sont rectangulaires et les deux extrêmes sont triangulaires. Ce sont ces petits espaces clos qui se remplissent de substances sécrétées par les cellules avoisinantes.

Dans la racine, par conséquent, les cellules sécrétrices sont très peu différenciées par rapport à leurs voisines; il se constitue en face de chaque faisceau libérien une série de petits méats, et chacune des cellules sécrétrices déverse de l'huile essentielle dans plusieurs de ces méats.

Dans la tige, les choses se passent différemment. La figure se rapporte au *Tagetes erecta* (fig. 25). Comme pour la racine

que nous venons d'étudier, prenons la tige au moment où le bois n'est pas encore différencié, où le liber ne l'est encore que peu. En face du liber, la cellule de l'endoderme s'est dédoublée ; la plus interne s'est revêtue de ses plissements caractéristiques, et c'est la plus externe qui donne naissance au canal sécréteur de la manière que nous avons décrite plusieurs fois. Elle se divise en quatre cellules filles qui, en s'écartant, laissent entre elles un méat. Le nombre de ces cellules filles augmente, et le canal s'agrandit. De plus, chacune de ces cellules de bordure se divise en deux par une cloison tangentielle.

De sorte qu'à un moment où la différenciation des faisceaux commence à peine, il existe déjà dans la très jeune tige des canaux sécréteurs complètement constitués. L'assise cellulaire la plus externe est appuyée tout contre l'endoderme.

On voit ce qui différencie le canal sécréteur de la tige de celui de la racine. Dans la tige, en face des faisceaux, des cellules spéciales, très différentes des cellules voisines, déversent tous les produits sécrétés dans un canal unique.

Ajoutons tout de suite que dans certains genres les canaux sécréteurs alternent avec les faisceaux de la tige, au lieu de leur être opposés. Disons aussi que dans plusieurs genres les canaux de la tige ressemblent à ceux de la racine.

Dans ce dernier cas, on comprend très facilement comment les canaux de la tige se raccordent à ceux de la racine ; les uns sont tout simplement la continuation des autres, et les cellules sécrétrices de l'endoderme tigellaire continuent les files verticales formées par celles de l'endoderme radiculaire.

Mais comment se fait le même raccord dans les plantes qui ressemblent aux *Tagetes?* Comment passe-t-on d'une structure à une autre? M. Vuillemin décrit les choses de la façon suivante :

« Dans les régions franchement caulinaires, ce sont des cellules séparées de l'assise la plus interne de l'écorce par une cloison transversale, ou plus ou moins éloignées d'elle par cloisonnements répétés, qui deviennent oléifères, tandis que les cadres d'épaississements se développent sur l'assise interne.

Les canaux oléifères, dès le début de leur existence comme système distinct, sont individualisés à l'égard de l'endoderme. Dans la zone de contact avec les canaux radicaux, des cloisons obliques et non plus tangentielles se forment dans les cellules de la région endodermique. De cette façon, les initiales du système sécréteur ne sont pas franchement isolées de cette région, où elles coexistent avec les initiales de l'assise à plissements. Ainsi, entre les cellules oléifères radicales, qui sont franchement endodermiques, et les cellules oléifères caulinaires, qui sont franchement extérieures à l'endoderme, il y a des cellules intermédiaires dans lesquelles un cloisonnement tardif isole les initiales de l'appareil à plissement, des initiales de l'appareil sécréteur, mais sans rejeter complètement celles-ci en dehors de l'endoderme (1). »

La feuille du *Tagetes* présente aussi des organes de sécrétion ; mais ce ne sont pas des canaux continus, ce ne sont que des poches sécrétrices. Elles se développent de la même manière que dans les familles pour lesquelles nous avons exposé en détail leur mode de formation.

VI

HYPÉRICACÉES

Les botanistes qui ont étudié les canaux sécréteurs ou les poches sécrétrices des plantes de cette famille se sont placés à deux points de vue différents. Les uns se sont proposés surtout de déterminer les régions anatomiques où l'on rencontrait de tels organes, et d'arriver à des conclusions relatives aux affinités de ces plantes. Les autres ont eu pour but principal d'étudier le mode de développement de ces organes.

Parmi les premiers, nous citerons les deux principaux. M. K. Müller (2) trouve des canaux sécréteurs dans le liber

(1) Vuillemin, *Tige des Composées* (1884).

(2) K. Müller, *Vergleichende Untersuchung der anatomischen Verhältnisse der Clusiaceen, Hypericaceen, Dipterocarpaceen und Ternstrœmiaceen* (*Bot. Jahrb. f. systematik.*, t. II, 1882).

primaire de la tige des Hypéricacées, et de même chez les Clusiacées ; il en conclut à la parenté très rapprochée de ces deux familles. Malheureusement cet auteur a borné ses études à la tige et n'a utilisé que des plantes d'herbier. Or, rien n'est souvent plus difficile dans des plantes sèches que de bien distinguer le liber du péricycle, quand ce dernier reste parenchymateux.

M. Van Tieghem (1) a étudié au contraire des plantes vivantes, et il a étendu son examen aussi bien sur la racine et la feuille que sur la tige. Nous résumons ici les résultats auxquels il est arrivé.

Les Hypericacées présentent des organes sécréteurs dans leurs trois membres : racine, tige et feuille.

La racine en possède dans sa structure primaire : « Dans les intervalles des faisceaux, le péricycle comprend deux assises, et dans l'assise interne se trouve entaillé à droite et à gauche de chaque faisceau libérien un étroit canal oléifère bordé de quatre cellules sécrétrices (2). » Dans une racine âgée, un liège d'origine péricyclique exfolie l'écorce, et il se forme alors de nombreuses poches sécrétrices dans le liber secondaire.

La tige, d'une façon générale, présente des canaux sécréteurs à la fois dans l'écorce, dans le péricycle, dans le liber secondaire, dans la moelle. Cependant il y a quelques variations dans la famille, et, dans quelques genres, certains de ces systèmes de canaux sécréteurs peuvent manquer.

Pour la feuille, les canaux corticaux de la tige passent dans le pétiole et se terminent vers le milieu du limbe; ils sont situés au-dessous des faisceaux. Les canaux médullaires s'arrêtent dans la tige au-dessous des entre-nœuds et ne passent pas dans les feuilles. Mais, en revanche, la feuille est criblée de nombreuses poches sécrétrices, qui sont disposées surtout du côté de la face supérieure du limbe. Ce sont les lacunes contenant l'huile, qui, apparaissant comme autant de petits

(1) *Deuxième Mémoire sur les canaux sécréteurs* (1885).

(2) *Loc. cit.*

points transparents quand on regarde la feuille, donnent l'apparence d'autant de petits trous, et qui ont valu aux *Hypericum* le nom de *Millepertuis*. Ajoutons que dans plusieurs espèces d'*Hypericum*, l'*Hypericum quadrangulum*, par exemple, ces sortes de ponctuations ne sont pas visibles à l'œil nu, le limbe ne paraît pas pointillé. Cela tient à ce que les poches sécrétrices sont extrêmement petites; mais elles n'en existent pas moins.

M. Van Tieghem termine par ces lignes, qui indiquent sur quels points il est en désaccord avec M. K. Müller, et comment il modifie ses conclusions : « Le caractère commun des Hypéricacées est de posséder un système d'étroits canaux oléifères dans le péricycle toutes les fois que celui-ci demeure parenchymateux, c'est-à-dire partout dans la racine, et dans la tige chez les types herbacés; il faut y ajouter l'origine toujours péricyclique du liège. Ces deux caractères distinguent nettement les Hypéricacées des Clusiacées et empêchent de réunir ces deux familles en une seule. D'autre part, le développement des canaux sécréteurs dans le liber, constant chez les Hypéricacées et fréquent chez les Clusiacées; leur existence dans l'écorce et la moelle de la tige, constante chez les Clusiacées et fréquente chez les Hypéricacées, rapprochent beaucoup ces deux familles. »

Quant aux auteurs qui se sont occupés d'étudier le développement des poches sécrétrices, nous avons déjà eu l'occasion de les citer à propos d'autres familles, et nous constatons ici le même manque d'accord que précédemment.

M. Frank (1) pense que les choses se passent pour l'*Hypericum perforatum* comme il l'a décrit pour le *Myrtus communis* et le *Ptelea trifoliata*. M. Martinet (2), au contraire, admet que dans cette plante c'est par destruction de cellules que se constitue la cavité remplie d'huile essentielle.

M. J. Chatin (3) partage cette dernière opinion. « C'est, dit-il,

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*
(3) *Loc. cit.*

vers le milieu du mésophylle, à peu près à égale distance des deux épidermes, que se montre la première cellule de la glande. Elle ne tarde pas à se diviser, et bientôt on a sous les yeux une glande composée de quatre cellules. La glande ne comprend jamais d'ailleurs un bien grand nombre de cellules, et ces dernières ne tardent pas à se résorber du centre vers la périphérie. On voit ainsi se former de bonne heure le petit réservoir à huile essentielle. »

Enfin, M. de Bary (1) écrit : « Les petites taches reconnaissables à l'œil nu, comme des points transparents dans le limbe de l'*Hypericum perforatum* et des plantes de la même famille, sont des lacunes oléifères de la forme d'une sphère aplatie ; elles occupent presque tout l'espace compris entre les deux épidermes. Elles sont séparées de l'épiderme inférieur par une couche de parenchyme. Leur structure est essentiellement celle des Rutacées. Leur développement, vu l'état des choses, peut difficilement être autre que le mode lysigène exposé par M. Martinet et décrit par M. Frank comme schizogène. »

Cependant M. Frank n'est pas le seul de son opinion. Par exemple, M. Haberlandt (2), qui pour les Rutacées partage l'opinion de M. Martinet, est au contraire de l'avis de M. Frank en ce qui concerne les Myrtacées et les Hypéricacées. M. Kienast (3), auteur d'un travail tout récent, dans lequel il soutient le mode de formation lysigène chez les Rutacées, admet ici la formation schizogène. « De même que pour le *Ruta*, dit-il, l'ébauche des réservoirs d'huile a lieu dans la feuille de très bonne heure, mais non simultanément. Il apparaît une cellule mère qui se divise en cellules filles par un cloisonnement régulièrement radial. Les cloisons se touchent au centre de la cellule mère. Les cellules filles s'écartent au point de contact ; de nouvelles divisions ont lieu dans une direction radiale. Les cellules qui deviendront plus tard les cellules de bordure croissant tangentiellement par rapport au réservoir,

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*
(3) *Loc. cit.*

augmentent l'espace intercellulaire jusqu'au développement complet du réservoir. Le développement est schizogène. »

Enfin, M. Van Tieghem (1) soutient l'opinion que chez les Hypéricacées, comme chez les diverses autres familles que nous avons déjà étudiées, c'est par écartement et non par résorption des cellules que se constitue la poche oléifère.

D'aussi grandes discordances entre les divers observateurs rendaient nécessaire une nouvelle étude de la question. Nous nous sommes donc appliquée à suivre le développement des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices. Nous allons donner un exemple de chacun de ces cas.

Hypericum.

La jeune tige de l'*Hypericum floribundum* présente dans son péricycle des canaux sécréteurs. C'est l'assise cellulaire interne de cette zone qui leur donne naissance. Si nous étudions le développement à un certain niveau, nous voyons qu'une cellule de cette assise, plus grosse que les voisines, se divise en quatre cellules filles (pl. IX, fig. 26). Ces dernières s'écartent, laissant ainsi entre elles un méat intercellulaire. La même chose se passant pour les cellules péricycliques situées au-dessus et au-dessous de celle que nous avons considérée, il se constitue non plus un simple réservoir clos plus ou moins sphérique, mais un long canal.

Dans l'état actuel, presque toutes les cellules du péricycle renferment des grains d'amidon; on n'en constate pas dans les cellules mères du canal.

Les quatre cellules filles formées, très petites d'abord, grandissent et la section du canal augmente (fig. 27). Au moment où le canal est en cet état, l'écorce de la tige existe encore, mais la zone externe du péricycle multiplie ses cellules par des cloisons tangentielles. Il se forme du liège qui, plus tard, exfoliera l'écorce.

A un état plus avancé de développement (fig. 28), au lieu

(1) *Loc. cit.*

de quatre cellules de bordure, nous en avons constaté cinq, et le canal avait encore acquis une plus grande section. Comme précédemment, les cellules du péricycle, à l'exception des cellules sécrétrices, sont riches en amidon, et immédiatement contre l'endoderme, qui se distingue facilement à ses grandes cellules, commence à se former du liège.

Dans l'*Hypericum calycinum*, si nous faisons une coupe transversale du bord d'une jeune feuille, nous trouvons un mésophylle à peu près homogène, formé de cellules presque isodiamétriques. Dans ce mésophylle (pl. IX, fig. 29), on rencontre de grandes poches sécrétrices. Il y a généralement autour de la cavité deux assises de cellules très aplaties, provenant de la division tangentielle de l'assise de bordure.

Dans une feuille plus âgée (fig. 30), il s'est différencié un parenchyme en palissade et un tissu lacuneux; c'est vers le milieu de la feuille, à la limite de ces deux zones, que se trouvent surtout les poches sécrétrices, enfoncées à la fois dans le tissu lacuneux et dans le parenchyme palissadiforme, dans une assise formée de cellules un peu plus hautes que larges et arrivant par leurs cellules de bordure jusqu'à l'assise cellulaire supérieure sous-épidermique qui est constituée par des cellules en palissade extrêmement hautes par rapport à leur largeur.

A l'état adulte, cette poche sécrétrice est très grande ; elle occupe presque le tiers de l'épaisseur du limbe. Il n'y a de différenciée pour constituer la bordure qu'une assise unique de cellules. Ces cellules sont longues, très aplaties dans le sens radial. Les portions de membranes qui servent de paroi à la cavité de la poche sont très minces et concaves du côté de la cavité. Le tissu situé au-dessus de la poche est très lacuneux.

VII

CLUSIACÉES

Les organes sécréteurs des Clusiacées sont depuis longtemps connus. Meyen (1) en a parlé, mais il les a décrits comme présentant une paroi propre, une membrane très épaisse. Un auteur qui est resté anonyme (2) en a parlé avec plus d'exactitude en les représentant comme limités par des cellules. Hanstein (3) ne se prononce pas d'une manière très positive sur leur mode de formation; mais il incline à croire qu'il y a destruction de cellules, car il prétend avoir vu sur leurs bords des lambeaux de membranes. M. Trécul (4) les a étudiés avec détails et en a indiqué la répartition dans les diverses régions de la tige et des feuilles. Un autre travail sur ce sujet est dû à M. K. Müller (5). Enfin M. Van Tieghem (6) a repris récemment l'étude de cette question et a complété et parfois rectifié les indications de ses devanciers. On peut résumer de la façon suivante les dispositions assez variées que présentent les canaux sécréteurs dans cette famille.

La racine en présente, suivant les genres, tantôt dans l'écorce sans que le cylindre central en possède, tantôt dans le liber primaire sans que l'on en puisse constater dans l'écorce. Il s'en développe d'autres dans le liber secondaire.

Quant à la tige, elle en présente dans l'écorce et souvent, mais pas toujours, dans la moelle. Ces deux groupes de canaux se continuent dans les feuilles. Le cylindre central peut n'en pas avoir du tout. Ou bien il s'en développe exclusivement dans le liber secondaire, et alors la feuille en est dépourvue,

(1) *Pflanzenphysiologie*, t. II, p. 384. Berlin, 1838.
(2) *Botanische Zeitung* (1845).
(3) *Die Milchsaftgefässe*. Berlin, 1864.
(4) *Des vaisseaux propres chez les Clusiacées* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. V, p. 368, 1866, et t. VI, p. 52).
(5) *Loc. cit.*
(6) *Loc. cit.*

ou bien l'on en rencontre à la fois dans le liber primaire et dans le liber secondaire, et alors ceux du liber primaire se continuent dans les feuilles. Le genre *Mammea* présente cette particularité que les feuilles, au lieu de posséder des canaux sécréteurs continus, n'ont que des poches sécrétrices, non pas arrondies, mais allongées dans le sens perpendiculaire au limbe de la feuille.

Nous ajouterons que chez les Clusiacées le système sécréteur se forme de très bonne heure. Il est nettement différencié dans l'embryon. Les substances de réserve de l'embryon sont accumulées suivant les genres soit dans la tigelle qui est alors très grosse, tuberculeuse, tandis que les cotylédons sont extrêmement petits et même presque nuls, soit dans les cotylédons qui dans ce cas deviennent tuberculeux, tandis que la tigelle est mince. Dans le premier cas, c'est surtout dans la tigelle que sont développés les canaux sécréteurs, l'écorce seule ou bien la moelle et l'écorce en possèdent disposés en cercle; dans le second cas, ce sont les cotylédons qui présentent ces canaux avec un plus grand développement.

Nous avons étudié le mode de formation de ces organes dans plusieurs espèces.

Mammea americana.

Une coupe transversale pratiquée dans une jeune racine de *Mammea americana* nous présente dans le parenchyme cortical des cellules qui tranchent sur leurs voisines par un protoplasma plus abondant et plus réfringent. Ces cellules se divisent en quatre cellules filles qui arrondissant leurs parois au point où elles se touchent, donnent naissance à un petit méat (pl. IX, fig. 31). Plus tard, le nombre de ces cellules augmente par suite de leur croissance et de leur division par des cloisons radiales, leur écartement augmente également, et par suite, aussi, le volume de la lacune (fig. 32). Nous avons décrit ce qui se passe dans un plan; mais en réalité la même chose se passe à tous les niveaux, et de la sorte se trouve constitué le canal sécréteur.

Les choses se passent de la même manière dans la tige. La figure 33 représente la coupe transversale d'un canal adulte né dans la *moelle*. L'espace intercellulaire est grand, et il est bordé par une douzaine de cellules à contenu foncé et qui restent toujours beaucoup plus petites que les autres cellules de la moelle qui les environnent.

Dans la feuille, il ne se constitue pas de canal, mais seulement des poches sécrétrices (fig. 34). Elles se développent lorsque la feuille est encore très petite et que son mésophylle, encore peu différencié, n'est formé, outre les nervures, que d'un ensemble homogène de cellules à peu près isodiamétriques. Ces poches se constituent comme dans les divers cas étudiés déjà. Une cellule mère donne naissance à quatre cellules filles qui s'écartent formant une lacune dont le volume s'accroît à mesure que les cellules de bordure, se multipliant par des cloisons radiales, s'écartent davantage. Ces poches sont allongées perpendiculairement à la surface du limbe.

Clusia.

Dans le genre *Clusia* les cotylédons sont très petits; la tigelle, au contraire, a un diamètre relativement considérable, et cela est dû au très grand développement de l'écorce. Dans cette écorce, les canaux sécréteurs sont nombreux et déjà, à ce moment, très développés. La figure 35 représente l'état adulte d'un tel canal cortical de la tigelle de *Clusia rosea*. Les cellules de bordure sont petites. Autour d'elles il en existe une seconde assise plus grande, mais cependant se distinguant encore des autres cellules de l'écorce par leur moindre taille.

La tige de *Clusia flava* présente dans son écorce de très larges canaux sécréteurs. La bordure en est formée par un très grand nombre de petites cellules. Le cloisonnement radial des cellules sécrétrices a donc été très intense. Ici encore, la seconde assise cellulaire entourant la plus interne est constituée par des cellules plus grandes que les cellules sécrétrices, mais notablement plus petites que les cellules corticales ordinaires.

Nous ne décrirons pas en détail le mode de formation de ces canaux sécréteurs des *Clusia*. Il n'est autre que celui que nous avons décrit déjà plusieurs fois, et ressemble en particulier à celui des *Mammea*.

VIII

AROÏDÉES

Dans la famille des Aroïdées, un même genre, le *Philodendron*, par exemple, peut présenter à la fois des laticifères et des canaux sécréteurs. Nous ne nous occupons pas dans ce travail de décrire la structure des vaisseaux laticifères.

C'est surtout à M. Trécul (1) et à M. Van Tieghem (2) que nous devons les connaissances actuelles sur les canaux sécréteurs des Aroïdées. Ils sont disposés, très nombreux, et en un ou plusieurs cercles concentriques dans l'écorce. Il en existe aussi parfois dans la moelle.

Nous avons suivi le développement des canaux sécréteurs dans plusieurs genres de la famille. Nous en donnerons deux exemples.

Homalonema rubescens.

La racine de l'*Homalonema rubescens* présente trois cercles de canaux sécréteurs dans son parenchyme cortical. En pratiquant une coupe transversale près de l'extrémité d'une jeune racine, on constate que certaines cellules distinctes des autres par un contenu plus abondant et plus dense, se divisent par deux cloisons en croix, et que ces cellules filles, arrondissant celles de leurs parois qui se touchaient d'abord, provoquent la formation d'un petit méat (pl. IX, fig. 37). Ces quatre cellules sont entourées d'une bordure de cellules corticales plus

(1) *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. XLI, p. 1163, 1865 et t. XLII, p. 30, 1866.

(2) *Structure des Aroïdées* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. VI, 1866) et *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (*Id.*, 5e série, t. XVI, 1872).

grandes qu'elles-mêmes, plus petites que les autres cellules de l'écorce. Les cellules de bordure s'accroissent et augmentent en nombre par suite de la production de quelques cloisons radiales. Dans les coupes présentées par la figure 38, il y a déjà six cellules et la lacune s'est agrandie. Plus tard, le nombre des cellules sécrétrices augmente encore (fig. 39) et le diamètre du canal augmente également. A l'état adulte, ce canal reste toujours bordé par des cellules petites dont la portion de membrane qui sert de paroi au canal est très mince et convexe du côté de la cavité.

Dans sa tige, l'*Homalonema rubescens* présente cette particularité qu'il n'y a pas, à proprement parler, de canal oléo-résineux. Il n'existe que des poches sécrétrices. Elles sont grandes, non sphériques, mais très allongées parallèlement à la tige. On les rencontre dans l'écorce et dans la moelle.

Elles se forment comme les poches sécrétrices des autres familles étudiées jusqu'ici.

Dans les feuilles, au contraire, il existe de nouveau des canaux sécréteurs nombreux. Ils existent dans le pétiole, répandus dans toute l'épaisseur du parenchyme. Les plus externes sont appuyées contre une zone collenchymateuse sous-épidermique.

Leur mode de formation et de développement est le même que dans la racine. La description donnée plus haut s'applique exactement ici.

Raphidophora pinnata.

Dans la tige de cette plante on rencontre des canaux intercellulaires qui se remplissent de matières gommeuses et dont nous avons étudié le développement. Dans une jeune tige, les cellules corticales offrent de gros noyaux très visibles. Une cellule mère donne naissance à quatre cellules filles dans lesquelles se distinguent aussi facilement les noyaux. Bientôt ces quatre cellules limitent un méat quadrangulaire (pl. IX, fig. 40). Les cellules se multiplient par des cloisonnements tangentiels et radiaux, et le méat s'agrandit. Mais à mesure

qu'il augmente de volume, sa section acquiert une forme irrégulière (fig. 40 et 41). De plus, il y a ici quelque chose de particulier. Certaines des cellules de bordure, non seulement présentent une paroi convexe vers l'intérieur de la cavité du canal, mais même proéminent fortement comme des sortes de papilles dans la lacune (fig. 43 et 44). Nous verrons plus loin des exemples où ce caractère deviendra beaucoup plus prononcé et où les cellules de bordure éprouveront une prolifération toute particulière.

TROISIÈME PARTIE

PLANTES QUI POSSÈDENT DES CANAUX SÉCRÉTEURS SEULEMENT.

IX

CANNÉES

Les Cannées présentent dans leur tige souterraine des canaux sécréteurs qui n'existent pas dans la tige aérienne florifère. Ces canaux médullaires se remplissent d'un liquide gommeux sécrété par les cellules qui forment la paroi du canal. Les canaux du rhizome pénètrent un peu dans la tige aérienne, mais ils cessent à très peu de distance du bas de cette tige. Ils ont été signalés par M. de Bary comme étant d'origine lysigène, mais aussi comme méritant sous ce rapport de nouvelles recherches (1).

Voici les résultats que nous a fournis l'étude de plusieurs espèces du genre *Canna*.

Canna.

Si l'on pratique des coupes transversales à la base d'une tige florifère de *Canna sanguinea*, on s'assure de l'existence de massifs de cellules de la moelle beaucoup plus petites que les autres, pourvues d'un noyau et d'un protoplasma abondant (pl. X, fig. 45). Des coupes successives, faites en se rapprochant du rhizome, montrent que certaines de ces cellules s'écartent les unes des autres laissant entre elles un petit espace intercellulaire (fig. 46). Si l'on continue en descendant de plus en plus dans la tige aérienne, le diamètre s'agrandit de façon à constituer de la sorte un canal intercellulaire. Autour du canal il existe, par suite, plusieurs assises concentriques de petites cellules sécrétrices. Les autres cellules de la moelle sont au contraire très grandes.

Dans le rhizome même, le canal est entouré (fig. 47) d'un assez grand nombre de petites cellules qui le bordent, et plus

(1) *Vergleechende anatomie*, 1877, p. 211 et p. 216.

extérieurement à cette assise de bordure il en existe au moins une, quelquefois plusieurs autres, dont les dimensions sont aussi très petites si on les compare à celles des cellules non sécrétantes de la moelle. Ces canaux gommeux, arrivés à l'état adulte, à leur complet développement, ont parfois de grandes dimensions, et le nombre des cellules qui contribuent à en constituer la paroi atteint jusqu'à vingt. Il y en a treize pour celui que représente la figure 48.

Les figures 49-51 représentent trois états du canal sécréteur dans le rhizome de *Canna zebrina*. Les cellules qui entourent la cavité sont petites et nombreuses, et les assises cellulaires successives, groupées concentriquement autour du canal, ont une taille qui va en s'accroissant progressivement jusqu'à la taille des grandes cellules de la moelle non sécrétrices.

On rencontre çà et là des cellules de bordure qui sont un peu allongées dans le sens radial et qui proéminent dans la cavité du canal comme des sortes de papilles.

Les cellules sécrétrices qui bordent la lacune restent vivantes longtemps. On y constate un noyau assez gros qui est disposé tout près de la paroi interne de la cellule. Dans les cellules plus extérieures, il existe aussi des noyaux. Au delà de ces cellules, organes de désassimilation, dans les régions de la moelle, il existe des cellules à large diamètre dans lesquelles il se constitue des réserves. En effet, la moelle présente dans beaucoup de ces cellules un ou plusieurs grains d'amidon, quelquefois de taille assez considérable.

C'est donc encore au mode schizogène que se rattachent les canaux sécréteurs des *Canna*.

X

ANACARDIACÉES

Les plantes de cette famille possèdent des canaux sécréteurs dans leur racine, dans leur tige et dans leurs feuilles. Ces canaux sont disposés en cercle dans le liber primaire des faisceaux. Plus tard, lors de la production des formations secon-

daires, il s'en forme de nouveaux également disposés en un ou plusieurs cercles dans le liber secondaire. On n'en rencontre dans aucune autre région.

L'étude des canaux des Anacardiacées est due surtout à M. Trécul (1) et à M. Van Tieghem (2).

M. J. Chatin (3) a étudié le développement de ces canaux sécréteurs dans le pétiole du *Schinus molle*. Pour lui ils se forment de la même manière que les poches sécrétrices, c'est-à-dire par résorption du tissu. Il s'exprime de la façon suivante : « Au point où se formera un de ces canaux, on voit s'opérer une multiplication cellulaire analogue à celle qui a été signalée dans les glandes foliaires. Les cellules ainsi différenciées augmentent rapidement en nombre et en volume ; de bonne heure, les plus centrales se désagrègent et forment ainsi une cavité intérieure dans laquelle se rassemblent des gouttelettes d'huile essentielle. »

Nous avons également étudié le développement des canaux sécréteurs du *Schinus molle*, et nos conclusions sont loin de concorder avec celles de M. J. Chatin.

Schinus molle.

Si l'on pratique en effet une coupe transversale dans un très jeune pétiole, on constate que les canaux sécréteurs ne sont alors constitués que par de très petits méats. Ces méats ont une forme particulière ; au lieu d'avoir, comme c'est le cas habituel, un diamètre à peu près le même dans tous les sens, ils sont allongés et très étroits (pl. XI, fig. 52). Tout autour il existe plusieurs assises de très petites cellules, mais à ce moment il n'y a encore eu nullement disparition de cellules. Il en est de même plus tard ; aucune cellule n'est résorbée, mais les petites cellules décrites plus haut se multi-

(1) *Des vaisseaux propres dans les Térébinthinées* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. VII, 1867).

(2) *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (*Id.*, 5e série, t. XV, 1872).

(3) *Loc. cit.*

plient beaucoup et se divisent par des cloisons tangentielles et radiales; le nombre des cellules de bordure a augmenté et la lacune a augmenté en même temps (fig. 53) en conservant sa forme. A ce moment du développement, les tissus du pétiole sont très peu différenciés; le péricycle, qui, plus tard, se sclérifiera en partie, est encore complètement parenchymateux. Les vaisseaux du bois existent à peine. Ainsi, à l'état représenté dans la figure 53, il n'existe encore qu'une seule trachée de formée.

Plus tard (fig. 54), les cellules de bordure se sont encore multipliées et la lacune s'est agrandie. Sa forme est encore allongée, mais cependant beaucoup moins qu'aux phases précédentes; sa largeur a relativement plus augmenté que sa longueur. Toutes les petites cellules que l'on peut considérer comme formant l'ensemble de l'organe sécréteur et qui tranchent par leur taille sur les cellules libériennes qui les entourent se sont également beaucoup multipliées. En outre, elles ont beaucoup épaissi leurs parois. Sont seules restées minces les parois des cellules de bordure limitant la cavité du canal sécréteur. Il existe donc en quelque sorte autour du canal une gaine très résistante.

A ce moment on peut dire que le canal est à l'état adulte. Il a atteint son développement complet et ne subira plus, de longtemps, des changements importants. Ce qui montre bien que le système sécréteur est un des premiers qui se développe et se différencie, c'est qu'alors le bois est loin d'être complètement formé. Il ne présente encore qu'un petit nombre de vaisseaux différenciés (fig. 54).

XI

SIMARUBÉES

Parmi les genres de cette famille, un certain nombre sont complètement dépourvus de canaux sécréteurs (1); tel est par

(1) Voy. Van Tieghem, *Deuxième Mémoire sur les canaux sécréteurs.*

exemple le genre *Quassia*. Au contraire, les genres *Ailantus*, *Brucea*, *Picræna* et beaucoup d'autres en possèdent.

La racine de ces plantes n'en présente jamais. Dans la tige ils sont situés au bord interne des faisceaux. M. Trécul (1) les a signalés dans les genres *Ailantus* et *Brucea* comme se formant dans la moelle. M. Van Tieghem (2) a fait voir qu'en réalité ils appartiennent au bois du faisceau et se forment dans la partie la plus interne du parenchyme ligneux.

Brucea ferruginea.

Le canal sécréteur prend naissance parce qu'un certain nombre de petites cellules parenchymateuses, situées à la pointe du bois primaire, s'écartent les unes des autres et constituent de la sorte un méat (pl. XI, fig. 55). Ce méat s'agrandit beaucoup ultérieurement par suite des cloisonnements radiaux et tangentiels des cellules qui l'entourent. Il existe alors des cellules disposées assez régulièrement en files radiales et en cercles concentriques. Leurs parois sont épaisses (fig. 56).

Les divisions radiales et tangentielles continuent et les dimensions du canal sécréteur augmentent. En coupe il se présente avec un contour elliptique, le grand axe de l'ellipse étant le grand axe du faisceau libéro-ligneux tout entier (fig. 57).

Les cloisonnements ne se font pas de la même manière sur toute la périphérie du canal. Aux extrémités du grand axe de l'ellipse, c'est-à-dire du côté du bois et du côté de la moelle, les cloisonnements tangentiels l'emportent sur les cloisonnements radiaux; c'est l'inverse qui se produit dans la direction perpendiculaire, de sorte qu'aux extrémités du grand axe les cavités cellulaires sont assez petites et ont à peu près la même dimension dans tous les sens. Au contraire, dans les régions qui cotoient les rayons médullaires, les assises cellulaires qui se sont formées sont constituées par des cellules

(1) Trécul, *Des vaisseaux propres dans les Térébinthinées* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. VII, 1867). — M. Trécul considérait comme Térébinthinées les genres *Brucea* et *Ailantus*, classés aujourd'hui parmi les Simarubées.

(2) Van Tieghem, *loc. cit.*

dont une des dimensions est beaucoup plus grande que l'autre; elles sont aplaties dans le sens radial, allongées dans le sens tangentiel (fig. 58 et 59).

Toutes ces cellules lignifient de bonne heure leurs parois, de sorte que ceux des faisceaux ligneux qui présentent des canaux s'avancent vers le centre du pétiole beaucoup plus que les faisceaux dépourvus de canaux.

Les canaux sécréteurs du *Brucea ferruginea* présentent quelques particularités remarquables. Parmi les cellules de bordure il en est un certain nombre qui ont toutes leurs parois épaisses, même celle qui sert à limiter le canal. Mais alors cette membrane possède, çà et là, des parties plus minces que le reste; elle présente des ponctuations assez irrégulièrement réparties sur sa surface. Dans les autres assises cellulaires, plus extérieures relativement au canal, il existe aussi de semblables cellules ponctuées. Des cellules de la moelle acquièrent également cette constitution (fig. 56 à 59).

Nous avons déjà rencontré quelques exemples de cellules de bordure s'allongeant radialement de façon à faire saillie à l'intérieur du canal, comme une sorte de poil interne.

Une pareille disposition est portée à son maximum chez le *Brucea ferruginea*. On voit d'abord un petit nombre de cellules de bordure s'avancer en papilles dans la cavité du canal; la base de cette papille est formée par la partie de la cellule située au même niveau que les cellules voisines; mais le sommet de la papille s'élargit beaucoup, de façon à faire saillie sur les cellules voisines, et occupe une assez grande partie de la cavité du canal (fig. 56 et 57). Quand ce canal reste étroit, il suffit souvent de deux ou trois de ces cellules qui arrivent à se rencontrer pour le boucher presque complètement. Mais en général les choses sont un peu plus compliquées. Le canal acquiert de grandes dimensions (fig. 58); alors il y a plusieurs de ces papilles. Elles prennent un grand accroissement, se divisent, et, de la sorte, il se constitue un véritable tissu qui remplit le canal en ne laissant subsister entre les cellules que de très petits méats (fig. 59).

M. Trécul (1) a émis l'opinion que ces cellules se formaient aux dépens du suc oléorésineux déversé dans le canal. On sait qu'il ne peut en être ainsi, que jamais des cellules ne naissent de cette façon librement au milieu d'un liquide. Nous en avons suivi le développement, et ce tissu, qui finit par remplir le canal, a toujours pour origine l'accroissement et la multiplication des cellules de bordure.

Parmi les cellules ainsi formées, on en trouve certaines qui présentent des ponctuations analogues à celles que nous avons signalées plus haut. Les autres ne présentent aucune particularité curieuse. Elles ont des formes irrégulières, des membranes minces au début, mais bientôt épaisses et lignifiées et les méats qu'elles laissent entre elles sont les derniers vestiges de la cavité du canal sécréteur primitif.

Les rameaux jeunes de *Brucea ferruginea* ne possèdent pas ces productions telles que nous venons de les décrire en dernier lieu. On n'y rencontre encore que quelques cellules papilliformes. Ce n'est guère que pendant la seconde année que ces cellules prolifèrent; mais dans un rameau de trois à quatre ans on trouve, le plus souvent, presque tous les canaux sécréteurs remplis du tissu dont nous avons esquissé le développement. Toutes les cellules, aussi bien celles qui constituent les assises concentriques autour du canal que celles qui sont à l'intérieur, ont leurs parois lignifiées, la cavité du canal existe à peine, et le suc oléorésineux, après avoir graduellement diminué, a fini par disparaître complètement.

Ailantus glandulosa.

Nous ne décrirons pas avec détails le développement des canaux sécréteurs de l'*Ailantus glandulosa*. Nous dirons simplement que les choses s'y passent comme dans le *Brucea ferruginea* (fig. 60 et 61). Ici encore, il y a autour du canal un certain nombre d'assises de cellules disposées en bandes concentriques et en files radiales.

(1) *Nécessité de la réunion des canaux sécréteurs aux vaisseaux du latex* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, séance du 12 avril 1887).

Ici encore, dans de jeunes rameaux on voit des cellules de bordure proéminer en forme de papilles, et ici encore, dans des rameaux âgés, ces cellules prennent un grand accroissement, se multiplient et finissent par obstruer presque complètement la cavité du canal sécréteur.

On sait qu'un auteur qui a voulu rester inconnu (1) a fait connaître des productions cellulaires présentant certaines ressemblances avec celles que nous venons de décrire. Il s'agit des formations auxquelles on a donné le nom de *thylles*. Des cellules parenchymateuses, limitant des vaisseaux du bois, peuvent, dans certains cas, se mettre à croître avec intensité de telle sorte que lorsqu'elles se trouvent contre une ponctuation d'un vaisseau, elles peuvent faire céder la paroi en cet endroit et pénétrer alors dans la cavité du vaisseau même. Là elles s'accroissent davantage encore, se multiplient et arrivent enfin à oblitérer la cavité.

S'il y a des ressemblances entre les thylles et les formations dont nous nous sommes occupés, on voit donc qu'il y a aussi quelques différences. Pour remplir les canaux sécréteurs, les cellules de bordure n'ont aucune paroi à traverser, aucun obstacle à vaincre; il n'en est pas de même pour les thylles. On peut cependant appliquer ce même nom aux cellules qui remplissent les canaux sécréteurs des Simarubées, pourvu que l'on se garde bien de croire que l'identité de nom recouvre l'identité complète de développement. Il y a donc des *thylles de vaisseaux* (ex. : *Cucurbita*, *Urtica*, *Vitis*, *Quercus*, *Canna*), et des *thylles de canaux sécréteurs* (ex. : *Brucea*, *Ailantus*).

Ajoutons que M. Van Tieghem (2) a signalé des thylles de canaux sécréteurs dans la racine d'une Clusiacée, le *Mammea americana*, et dans les rameaux des *Dipterocarpus*. Cette dernière plante présente une particularité que M. Van Tieghem décrit de la façon suivante : « On sait, dit-il, que la tige des

(1) *Untersuchungen über die zellenartigen Ausfüllungen der Gefässe* (*Botanische Zeitung*, 1845).

(2) *Bulletin de la Société botanique de France*, t. XXXIV, 1887, p. 186, séance du 13 mai 1887.

Diptérocarpes forme des canaux secréteurs d'abord à la pointe du bois primaire contre la moelle, plus tard dans toute l'épaisseur du bois secondaire, où ils sont entremêlés aux larges vaisseaux. Par les progrès de l'âge, les canaux du bois primaire s'obstruent les premiers, plus ou moins complètement, par la production de thylles, comme ceux du *Brucea;* puis ceux du bois secondaire se comportent de la même manière, de dedans en dehors; et comme, en même temps, les vaisseaux de même âge auxquels ils sont entremêlés acquièrent des thylles, on observe ici, côte à côte dans le champ du microscope, des thylles de canaux sécréteurs et des thylles de vaisseaux dont la similitude est complète. La principale différence est que les cellules pariétales des vaisseaux, ayant à traverser d'abord les ponctuations de la membrane, produisent des thylles à base étroite et comme pédiculés, tandis que les cellules pariétales des canaux sécréteurs peuvent se développer librement et forment des thylles à base presque aussi larges qu'elles-mêmes. »

Nous avons constaté les mêmes faits. Les figures 62 et 63 représentent des débuts de thylle dans un grand vaisseau de bois secondaire, la figure 64, dans un canal sécréteur du bois primaire, et la figure 65, dans un canal sécréteur de bois secondaire.

XII

PITTOSPORÉES

Les canaux sécréteurs des Pittosporées ont été étudiés principalement par M. Van Tieghem. Son premier mémoire renferme déjà des données sur ce point. Dans le second il a précisé et complété les résultats énoncés dans le précédent.

La racine des Pittosporées présente des canaux sécréteurs dans son péricycle. Ils sont très faciles à observer en face des faisceaux ligneux; l'huile essentielle qu'ils renferment est jaune verdâtre. Il en existe aussi au dos du faisceau libérien, mais ces derniers sont plus difficiles à voir; ils sont plus petits, l'huile ne s'y concentre que beaucoup plus tard, et

comme elle est incolore on peut être exposé à confondre ce canal avec une cellule.

Dans la tige, les canaux sécréteurs existent aussi dans le péricycle, en face des faisceaux libéro-ligneux. Ces canaux se continuent dans la feuille. Ajoutons que le liber secondaire en présente parfois disposés en cercles concentriques.

Nous avons étudié le développement des canaux sécréteurs dans le *Pittosporum Tobira*.

Pittosporum Tobira.

Par exemple, en face d'un faisceau ligneux de la racine (fig. 68), quatre cellules du péricycle en s'écartant constituent un petit méat; comme cela se passe dans cette zone à tous les niveaux, il en résulte un canal sécréteur. Généralement une ou plusieurs des cellules de bordure se divisent par une cloison tangentielle. La figure 68 de la planche XII représente un canal limité par cinq cellules; mais dans la racine, le nombre des cellules de bordure reste toujours assez faible. Le développement du canal repousse un peu les cellules de l'endoderme qui en face de ces canaux font saillie vers l'extérieur.

Dans la tige (fig. 66 et 67) les cellules sécrétrices sont beaucoup plus individualisées que dans la racine. Les cloisons radiales qui s'y produisent sont aussi plus nombreuses, et par suite le canal est bordé par un plus grand nombre de cellules plus petites. Très souvent au dos des faisceaux libéro-ligneux il y a trois de ces canaux sécréteurs, un médian plus large et deux latéraux plus petits. Un de ces derniers peut manquer et même tous deux.

Quand il en existe plusieurs, ils sont très rapprochés l'un de l'autre et il arrive par exemple (fig. 66) que les cellules sécrétrices qui bordent l'un sont les voisines immédiates des cellules sécrétrices de l'autre. Quelquefois même les deux cavités finissent par communiquer ensemble et n'en plus former qu'une seule (fig. 67). Le canal présente alors une forme des plus irrégulières. Dans le cas général, le canal est d'abord petit et quadrangulaire. A mesure qu'il s'agrandit, il change

progressivement de forme, et le plus souvent, à l'état adulte, il se présente, en coupe transversale, comme une ellipse dont le plus grand des axes est parallèle à l'endoderme.

Nous avons déjà eu l'occasion, plusieurs fois, dans le courant de ce travail, de parler des résultats que la connaissance précise de la localisation des canaux sécréteurs fournissait parfois pour déterminer les affinités de certaines familles de plantes. La famille des Pittosporées offre un bel exemple de considérations de ce genre.

Les divers botanistes ne sont pas d'accord sur la place à donner aux Pittosporées dans la classification naturelle. M. Van Tieghem (1) arrive à cette conclusion qu'elles doivent être placées à côté des Ombellifères et des Araliacées. Les canaux sécréteurs de ces deux dernières familles présentent en effet identiquement la même position que ceux des Pittosporées. En outre, dans ces trois familles, les radicelles naissent, non en face des faisceaux du bois de la racine, ni en face des faisceaux du liber, mais dans l'intervalle de ces deux sortes de faisceaux ; de sorte que le nombre des faisceaux du bois étant égal à quatre, par exemple, il se forme huit rangées de radicelles. Ces deux caractères, empruntés à la structure de la racine, rapprochent évidemment les Pittosporées des Ombellifères et des Araliacées.

Assurément il existe des différences entre ces familles. On sait que le caractère, pour l'ovaire, d'être supère ou infère, est très important et généralement constant, soit dans une même famille, soit dans un groupe de familles qu'une série d'autres caractères communs rapprochent les unes des autres. Or les Pittosporées ont l'ovaire supère, tandis que les deux autres familles l'ont infère.

C'est certainement là une différence importante. Mais est-elle suffisante pour faire rejeter le rapprochement proposé par M. Van Tieghem? Nous répondrons avec lui : « On sait que ce caractère n'exprime pas toujours les véritables affinités, et l'on renonce à l'appliquer toutes les fois qu'il est en opposition

(1) Voy. *Premier* et *Deuxième Mémoire*.

évidente avec d'autres. Ainsi les Lythracées, qui ont l'ovaire supère, sont classées dans l'ordre des Dialypétales inférovariées, tout à côté des Œnothéracées, qui ont l'ovaire infère. »

D'ailleurs, ce n'est pas seulement dans un groupe de familles que ce caractère peut cesser d'être constant. Il existe parfois à cet égard des différences, même entre les genres qui appartiennent sans conteste à une seule et même famille, et même dans certains cas, on peut constater qu'entre les cas extrêmes où l'ovaire est nettement infère ou nettement supère il existe des genres de transition. Exemple : les Primulacées sont des plantes à ovaire supère; néanmoins le *Samolus* fait partie de cette famille quoiqu'il ait l'ovaire infère. Exemple : dans la famille des Broméliacées, le *Tillandsia* possède un ovaire supère, le *Bromelia* un ovaire infère, le *Pitcairnia* un ovaire demi-supère, demi-infère, etc.

M. Van Tieghem a d'ailleurs signalé un autre fait qui vient à l'appui de son opinion et fait disparaître la différence que l'on peut être tenté de croire considérable, différence provenant de ce que les Ombellifères ont l'ovaire infère et les Pittosporées l'ovaire supère.

Le genre *Ancistrocladus*, plante à ovaire infère, a été classé généralement dans les Diptérocarpées ou dans le voisinage de cette famille, mais pour divers auteurs, MM. Planchon et A. de Candolle, avec beaucoup de doute. L'étude anatomique montre que rien ne le rapproche des Diptérocarpées et qu'au contraire il présente de grandes ressemblances avec les Pittosporées. Ce genre possède en effet des canaux sécréteurs localisés dans le péricycle de la tige et des feuilles, ce qui le rapproche soit des Hypéricacées, soit des Pittosporées, des Ombellifères ou des Araliacées. En comparant en détail la structure de la tige de cette plante avec celles de ces dernières familles auxquelles on pourrait la rattacher, M. Van Tieghem trouve que l'*Ancistrocladus* n'est pas une Hypéricacée, mais qu'il ressemble extrêmement à une Pittosporée. Comme les caractères des canaux sécréteurs sont les mêmes dans les Pittosporées et les Araliacées, M. Van Tieghem conclut : « Les

Ancistrocladus sont un genre de transition entre les Pittosporées et les Araliacées et ainsi se trouve du même coup resserrée l'union de ces deux familles. »

Cette étude fait bien voir quels services peuvent rendre, au point de vue de la classification, les connaissances anatomiques, pourvu, bien entendu, qu'ici comme dans les études d'organographie florale, on ne se serve pas d'un caractère unique, que l'on en utilise le plus possible et que l'on sache en préciser la valeur.

XIII

BUTOMÉES

Hydrocleis Humboldtii.

L'*Hydrocleis Humboldtii* ne présente dans sa racine aucun canal sécréteur. Il en existe au contraire dans la tige. Cette tige en possède dans son parenchyme cortical. Les canaux se trouvent groupés assez régulièrement, par rapport aux faisceaux extérieurs; ils sont situés un peu en dehors et de chaque côté de ces faisceaux. Le pétiole présente également de semblables canaux situés dans le parenchyme, mais sur les côtés du faisceau médian et unique.

Ces canaux se développent comme ceux que nous avons décrits dans les familles précédentes. Une cellule mère se divise en quatre cellules filles qui, en s'écartant, forment un méat. Dans la figure 69 de la planche XII, on voit que chaque cellule fille possède un noyau qui est situé tout près de la paroi cellulaire qui borde le canal.

Plus tard des cloisons radiales augmentent le nombre des cellules sécrétrices et la section du canal s'accroît aussi. La figure 70 montre le canal bordé par cinq cellules qui ont encore leur noyau. Dans la figure 71 le nombre des cellules s'est élevé à sept, et, autour de ce cercle de cellules, on trouve d'autres cellules du parenchyme dont celles touchant directement les cellules de bordure sont encore assez petites, mais dont les autres plus éloignées présentent une très grande section.

QUATRIÈME PARTIE

ROLE DES CANAUX SÉCRÉTEURS ET DES VAISSEAUX LATICIFÈRES

Nous avons jusqu'ici attribué les dénominations de *canaux sécréteurs*, *de poches sécrétrices*, aux organes dont nous avons étudié la structure et le mode de développement, c'est-à-dire que nous nous sommes servis de mots ayant trait à une fonction physiologique pour désigner des organes dont nous n'avons encore fait connaître que la morphologie. Il ne nous semble pas inutile de justifier les noms que nous avons employés et en même temps d'étudier le rôle d'autres organes qui ont une origine, une nature toutes différentes, mais que l'on a parfois rapprochés des canaux sécréteurs; nous voulons parler des *vaisseaux laticifères*.

Les substances qui se déposent dans les canaux sécréteurs ou les poches sécrétrices sont généralement des huiles essentielles ou des résines, des substances contenant peu d'oxygène ou même pas du tout. Ainsi par exemple parmi les substances qu'on rencontre dans les familles que nous avons étudiées, nous pouvons citer : chez les *Citrus*, les Myrtacées, des carbures d'hydrogène de la formule $C^{20}H^{16}$, chez les Rutacées l'*essence de Rue* qui a pour formule $C^{20}H^{20}O^{12}$, etc. D'autres substances sont, au contraire, riches en oxygène : telles sont les gommes qui le plus souvent restent dans les cellules, dissoutes dans le suc cellulaire, mais parfois s'isolent dans des espaces intercellulaires, par exemple dans les canaux gommeux de la tige et des feuilles des Cycadées.

Quoi qu'il en soit de la nature chimique des diverses matières accumulées dans les organes que nous avons appelés *sécréteurs*, leur caractère physiologique commun est qu'une fois ainsi rassemblées dans ces cavités closes de toutes parts, elles y demeurent et jamais ne sont réabsorbées pour servir

de nouveau à la plante. Elles sont désormais inutiles à l'être vivant, et par suite ne peuvent être des substances de réserve. Elles ne sont pas rejetées au dehors comme le sont d'autres produits, très analogues d'ailleurs, qui se forment par exemple dans les poils glanduleux d'une foule de plantes et qui sont éliminés soit par transsudation, soit par déchirure des cellules qui les contiennent ; mais ce sont néanmoins des produits qui ont la même signification physiologique, ce sont des substances sécrétées par la plante, et les organes qui les renferment méritent bien le nom sous lequel ils sont connus.

M. Trécul, dans une note publiée à l'Académie des sciences (1), reproduisant une idée émise autrefois par lui, expose les raisons pour lesquelles on devrait selon lui réunir sous un même nom, sous la dénomination de *laticifères*, et les *vaisseaux du latex*, les *laticifères proprement dits*, formés, comme l'on sait de cellules isolées ou diversement groupées, fusionnées, etc., et les *canaux sécréteurs*, qui sont constitués par des espaces intercellulaires. Les raisons qu'il donne sont les suivantes :

1° La distribution des canaux sécréteurs est analogue à celle des laticifères pourvus d'une membrane ; 2° les tubes ou canaux des deux sortes sont également sécréteurs ; 3° le contenu des canaux sans membrane a les propriétés physiques du latex ; 4° les propriétés physiologiques du suc sont semblables aussi dans les deux catégories d'organes.

Ces propriétés physiologiques communes, d'après M. Trécul, du latex ou des sucs contenus dans les canaux sécréteurs, seraient d'être des substances de réserve. Dès 1857 (2), M. Trécul soutenait cette théorie. Il pensait à ce moment que les laticifères communiquaient avec les vaisseaux et y conduisaient leur contenu. Il disait en parlant des Euphorbiacées, dont le latex est, comme on le sait, si riche en amidon : « Je crois donc que l'amidon est sécrété dans les laticifères, et

(1) *Nécessité de la réunion des canaux sécréteurs aux vaisseaux du latex* (*Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, séance du 12 avril 1887).

(2) *Loc. cit.*

porté ensuite dans les vaisseaux par les laticifères qui sont au contact de ces derniers, et qui sont eux-mêmes en communication avec leurs congénères les plus éloignés. »

Au point de vue physiologique, M. Van Tieghem rapproche, lui aussi, les laticifères des canaux sécréteurs ; mais pour lui le contenu de ces organes, loin de jouer le rôle de substance de réserve, est au contraire constitué par des produits de sécrétion. Ces deux sortes d'appareils peuvent exister isolément ou coexister dans un même organe, et M. Van Tieghem appuie son opinion sur « la compensation qui s'établit souvent entre l'appareil laticifère et le système des canaux sécréteurs : c'est ainsi que les Chicoracées présentent seulement un rudiment d'appareil oléifère, alors que le latex s'y montre abondant ; c'est le contraire chez les Tubuliflores (1) ».

Les faits anatomiques signalés par M. Trécul relativement aux communications entre les laticifères et les vaisseaux ont été reconnus plus tard inexacts. D'après Dippel (2), ces deux systèmes n'ont aucun rapport entre eux, et d'après Hanstein (3), ces communications n'existent que dans le cas, tout à fait spécial et particulier, des laticifères des Papayacées.

Quant au rôle du latex, il est loin d'être connu, et les botanistes sont sur ce point d'avis très différents.

M. Faivre (4) a fait diverses expériences sur le *Tragopogon porrifolius :* sa conclusion est que les diverses causes qui provoquent la formation de réserves provoquent le développement du latex, et que le latex tend à disparaître dans les conditions favorables à la disparition des réserves.

« La composition fondamentale du latex est, par l'abondance de ses matières grasses et azotées, celle d'une substance utile à l'organisme.

« Le latex apparaît dans les plantules dès le début de leur évolution ; il se constitue comme d'autres réserves, en dehors

(1) *Loc. cit.*

(2) *Loc. cit.*

(3) *Loc. cit.*

(4) *Mémoires de l'Académie des sciences, belles-lettres et arts de Lyon*, 1879.

de l'action de la lumière et de la présence de la chlorophylle.

« Si l'on provoque, par l'absence de la lumière, l'étiolement des plantules, elles perdent leur latex, comme des plantes à réserve dans des conditions semblables.

« L'action des rayons jaunes favorise la production du latex, comme elle favorise dans les grains de chlorophylle la formation de l'amidon ou de la graisse.

« A l'air confiné et à une température élevée, les effets de l'étiolement chlorophyllien se manifestent et par la diminution du latex, et par la diminution de la réserve plasmique.

« A l'air libre et à une température peu élevée, il se produit une augmentation du protoplasme, comme il se produit dans les mêmes conditions une augmentation dans la réserve amylacée.

« L'action des sols, soit qu'ils activent avec excès, soit qu'ils retardent l'évolution des plantules, amène, comme à l'égard d'une réserve, soit la diminution, soit l'augmentation du latex. »

La conclusion de M. Faivre est que le latex est principalement formé de substances de réserve.

M. Schullerus (1) explique les choses un peu différemment. Dans l'*Euphorbia Lathyris*, il a suivi les variations du latex aux divers âges de la plante. Lorsque l'embryon est à une époque de développement rapide, le latex est riche en graisse, tanin, amidon, substances albuminoïdes, tandis que quand l'embryon passe à l'état de repos, au moment de la maturité de la graine, ces mêmes substances sont devenues rares dans un latex presque transparent. La germination se produit-elle, de nouveau l'amidon et des matières albuminoïdes reparaissent abondants. Quand arrive l'hiver, les tiges s'appauvrissent en amidon. Il semble donc à l'auteur que les laticifères jouent un grand rôle dans le transport des substances utiles à l'organisme. La richesse du latex en substances plastiques varie avec l'intensité de la conduction.

(1) *Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von Euphorbia Lathyris* (*Abhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg*, t. XXIV, 1882).

L'auteur admet d'ailleurs que les laticifères contiennent aussi des substances de réserve; mais, pour lui, ces réserves sont exclusivement albuminoïdes; il n'existe pas de graisse ou d'amidon dans les organes qui passent l'hiver.

Comme M. Faivre, c'est à l'expérience qne M. Treub (1) a eu recours pour augmenter nos connaissances relatives au rôle du latex. Il a cherché ce que devenait l'amidon des laticifères d'Euphorbe dans des circonstances où les réserves se détruisent, lorsqu'on étiole les végétaux soumis à l'expérience. Il a opéré surtout sur l'*Euphorbia trigona*.

Dans un cotylédon complètement étiolé, l'amidon avait presque complètement disparu; il n'en restait que quelques traces dans les cellules stomatiques. En faisant s'étioler seulement la moitié supérieure d'un cotylédon, M. Treub a vu que l'amidon disparaissait complètement du parenchyme de cette région, mais qu'il en restait un peu dans les laticifères, et cela surtout en s'approchant de la partie non étiolée. Si au contraire c'est la partie inférieure du cotylédon que l'on étiole, l'amidon disparaît encore du parenchyme, mais subsiste abondant dans les laticifères. Si, en les recouvrant de petites lames d'étain, on étiole des bandes transversales de l'axe épicotylé, dans ces régions le parenchyme perd tout son amidon, tandis que les laticifères en conservent.

Si, d'une manière analogue, on met à l'obscurité l'axe hypocotylé tout entier, qui est la partie de la plante la plus riche en amidon, cette substance disparaît complètement, même des laticifères. Au contraire, les racines enterrées sont à l'obscurité et leurs laticifères ne contiennent pas d'amidon; vient-on à les déterrer, à les mettre à l'air et à la lumière, immédiatement de l'amidon se forme dans les laticifères. Si l'on prive de lumière des segments de feuilles d'*Euphorbia neriifolia*, les laticifères des régions étiolées renferment beaucoup moins d'amidon que ceux des autres parties des feuilles.

De tous ces faits concordants, M. Treub tire la conclusion

(1) *Notice sur l'amidon dans les laticifères des Euphorbes* (*Ann. du Jard. bot. de Buttenzorg*, vol. III, 1re partie, p. 37).

suivante : « L'ensemble des faits observés s'explique le mieux, si l'on admet que les laticifères des Euphorbes aident à la translocation des matières amylacées, et que la fécule qu'ils renferment est de l'amidon dit transitoire. »

Enfin, M. Haberlandt (1) insiste aussi sur le rôle conducteur des vaisseaux laticifères, et il en donne une raison que nous pouvons appeler, si l'on nous permet d'employer cette expression, *raison anatomique*. Il s'appuie sur les relations de position entre le système laticifère et divers autres tissus voisins. Les laticifères accompagnent d'une façon très générale tout l'appareil conducteur de la plante, et quand ils se terminent avec lui dans le parenchyme des feuilles, les extrémités des laticifères présentent des ramifications nombreuses qui vont rejoindre autant de cellules chlorophylliennes, comme pour recueillir plus facilement les produits que ces dernières ont élaborés.

Une autre raison anatomique que M. Haberlandt signale, c'est le rapport inverse qui existe généralement entre l'appareil conducteur formé par les vaisseaux et le système laticifère, ce dernier se trouvant particulièrement développé quand le premier l'est peu, et le suppléant en quelque sorte.

Nous avons nous-même essayé de jeter un peu de lumière sur la question dont il s'agit en faisant quelques expériences, et nous devons dire qu'elles ne nous ont pas conduite aux mêmes conclusions que M. Faivre. Nous avons pris comme objet de notre étude la *Scorzonera hispanica*.

Le latex apparaît il est vrai dans les plantules à une époque assez précoce de leur évolution, mais cependant pas « dès le début », car on n'en trouve pas dans l'embryon. Alors que toutes ses cellules sont remplies de substance de réserve, on n'y trouve pas trace de latex.

Si l'on fait germer des graines sur du sable, la température ambiante étant de 15 degrés, le latex apparaît seulement deux ou trois jours après la germination, lorsque la radicule fait

(1) *Physiologische Pflanzenanatomie.*

saillie au dehors de l'achaine. Il nous semble difficile de considérer comme réserve une substance qui n'existe pas dans la graine, uniquement pour cette raison qu'elle apparaît vers le début de l'évolution de la plantule.

Les cotylédons de la Scorzonère sont plus faciles à étudier au point de vue du latex que la tigelle ou la radicule. On sait que dans les cotylédons de cette plante chaque faisceau libéro-ligneux est entouré d'un endoderme spécial, et que les laticifères sont situés dans le péricycle. Ils sont disposés en forme d'arc d'une rangée de cellules en dehors du liber, au dos des faisceaux libéro-ligneux. A mesure que les plantules se développent, on voit les matières de réserve diminuer; au contraire, le latex suit une marche inverse : il augmente, et au dos de petits faisceaux nouvellement formés par le cloisonnement longitudinal de certaines cellules du parenchyme foliaire, on voit se former de nouveaux laticifères remplis d'un contenu abondant.

Si des plantules normalement développées à la lumière sont ensuite placées dans une chambre noire, elles ne tardent pas à s'étioler; mais le latex ne disparaît pas pour cela. En étudiant des coupes de cotylédons qui sont devenus presque blancs et dont la partie supérieure commence même à se dessécher, on constate que les laticifères sont complètement remplis de latex. Et cependant ces plantes poussaient sur du sable, étaient arrosées avec de l'eau distillée et, mises à l'obscurité, ne pouvaient décomposer l'acide carbonique de l'air; elles se trouvaient donc dans les conditions dans lesquelles habituellement les plantes continuent à vivre en consommant peu à peu leurs réserves. Le latex n'a pas diminué; son rôle de réserve est donc des plus problématiques.

Faisons maintenant germer des graines à l'obscurité. Les plantules qui en proviennent présentent du latex comme les plantules qui se sont développées à la lumière. Et si, au bout d'un mois de germination, on pratique des coupes dans les cotylédons, on y trouve toujours du latex. C'est seulement lorsque ces plantules commencent à se dessécher que la dis-

parition du suc laiteux commence à se manifester ; mais la même chose a lieu quand ce sont des plantules nées et développées en pleine lumière que l'on fait se dessécher progressivement. Tout ce que l'on peut conclure de ce dernier fait, c'est que le latex disparaît dans une plantule qui meurt comme le suc cellulaire disparaît d'une cellule qui cesse de vivre.

Quand, dans la pratique du jardinage, on lie des Chicorées pour en faire étioler le cœur, les feuilles blanches du centre n'en possèdent pas moins un latex abondant.

L'étiolement ne produit donc pas la diminution du latex, et dans les cas dont nous venons de parler où la plante consomme ses réserves, elle forme des quantités de latex sans cesse croissantes ; il est bien difficile, par conséquent, de considérer ce latex comme une substance de réserve.

« L'action des rayons jaunes, dit M. Faivre, favorise la production du latex comme elle favorise dans les graines de chlorophylle la formation de l'amidon ou de la graisse. A l'air confiné et à une température élevée, les effets de l'étiolement chlorophyllien se manifestent, et par la diminution du latex, et par la diminution de la réserve plasmatique. » Peut-on en conclure légitimement que le latex est une matière de réserve? Cette conclusion nous semble bien hasardeuse, surtout si l'on tient compte des faits que nous avons signalés plus haut.

« Une autre raison que M. Faivre apporte à l'appui de sa thèse, c'est la composition du latex, sa richesse en matières grasses et azotées. » L'argument ne nous paraît pas probant, car il existe une foule de substances qui sont, soit utilisées par la plante, soit éliminées suivant les conditions de végétation ou suivant les organes où ils se forment.

L'amidon, qui est si fréquemment une substance de réserve, est éliminé quand un anthérozoïde l'entraîne et l'abandonne, quand il se trouve dans les cellules stomatiques d'une feuille qui se détache et tombe à l'automne. Le sucre qu'emmagasine une Betterave pendant la première année de sa végétation est une réserve, puisqu'il servira à la plante pour grandir et fleurir

la seconde année ; le sucre d'une cerise, d'une poire, d'un grand nombre de fruits charnus est une matière éliminée. Dans la graine du Colza, l'huile est une substance de réserve ; dans le fruit de l'Olivier, c'est une substance de sécrétion. L'aleurone des graines est une réserve ; on en rencontre parfois dans le péricarpe des fruits secs, c'est une sécrétion.

La composition chimique d'une substance n'est, en aucune façon, l'indice certain de son rôle physiologique. Pour savoir si tel corps organique donné est une réserve ou une sécrétion, il est indispensable de voir quel sera son sort ultérieur. Est-il transformé par la plante, rendu assimilable, sert-il à son développement ? C'était une réserve. Reste-t-il au contraire dans le végétal sans aucune utilisation, ou bien est-il rejeté en dehors? C'était un produit de sécrétion.

D'ailleurs, un même organe, défini morphologiquement, a-t-il toujours le même rôle physiologique ? L'écorce d'une tige ne peut-elle pas servir de façons très différentes à la plante suivant qu'elle reste parenchymateuse, riche en amidon et en chlorophylle, ou qu'elle sclérifie considérablement ses cellules ? Le tubercule de la Pomme de terre, la vrille de la Vigne, le stolon du Fraisier, le rhizome du Sceau de Salomon sont un seul et même organe ; et cependant quelles différences dans leurs rôles ! Ne peut-il donc pas arriver que les produits accumulés dans les canaux sécréteurs ou les laticifères aient des rôles divers ?

Les expériences que nous avons faites nous semblent démontrer que dans les conditions où nous nous sommes placée, le latex était un produit de sécrétion et non une réserve. En est-il toujours de même ? Nos connaissances à ce sujet ne nous permettent pas de nous prononcer dans tous les cas possibles. Nous sommes convaincue que des recherches plus étendues amèneront, dans bien des conditions diverses, à des conclusions identiques aux nôtres ; mais nous ne pouvons affirmer qu'on ne puisse parfois trouver dans les laticifères des substances mises en réserve, et utilisées ultérieurement pour la croissance de la plante.

CONCLUSIONS

Nous avons étudié dans treize familles de plantes les tissus sécréteurs caractérisés par ce fait que les substances sécrétées s'accumulent dans des espaces intercellulaires. Ces cavités se présentent sous deux formes : ou bien elles sont très allongées, parcourant parfois le corps tout entier de la plante, racine, tige et feuille, ou localisées seulement dans un ou deux de ces organes, mais toujours offrant ce caractère de présenter une section transversale de très petit diamètre relativement à la longueur de l'organe : on donne alors à ces cavités le nom de *canaux sécréteurs*; ou bien elles gardent des dimensions assez faibles, sont alors généralement arrondies ou ellipsoïdales, rarement de forme irrégulière ; et, dans ce cas, elles existent le plus souvent en grand nombre dans la partie de la plante qui en possède. Elles sont alors nommées *poches sécrétrices*.

I. — ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT DES CANAUX SÉCRÉTEURS ET DES POCHES SÉCRÉTRICES.

Quelle que soit la forme de ces organes sécréteurs, leur origine et leur mode de développement sont identiques. S'il s'agit d'une poche sécrétrice, une cellule mère donne naissance à quatre cellules filles; ces quatre cellules, en s'écartant, forment entre elles un méat. Les cellules de paroi se multiplient et la cavité augmente de volume. Finalement, il existe un espace intercellulaire, le plus souvent arrondi, bordé par un plus ou moins grand nombre de cellules généralement plus petites que les cellules voisines, et dans lequel pénètre l'huile essentielle formée dans les cellules. S'il existe une file de cellules mères qui donnent lieu toutes aux mêmes phénomènes, il se constitue, tout le long de l'organe où les choses se passent, un long espace intercellulaire, un canal sécréteur.

Nous pouvons donc dire que, dans tous les cas étudiés, *les canaux sécréteurs et les poches sécrétrices se constituent par*

écartement de cellules et jamais par destruction de tissu. Le mode de formation de ces organes est *schizogène* et non pas *lysigène*.

II. — NATURE DU TISSU SÉCRÉTEUR.

La manière dont se développent ces poches et ces canaux fait voir d'une façon incontestable que le *tissu sécréteur est un tissu vivant*. Que voyons-nous en effet? Une cellule mère qui possède un protoplasma abondant et parfois un très gros noyau. Les cellules filles présentent aussi un noyau, que l'on trouve le plus souvent tout près de la paroi cellulaire qui limite la cavité. Ces cellules se multiplient, c'est bien là le caractère propre d'un tissu vivant et pendant longtemps les cellules, ainsi formées, présentent également un noyau placé aussi tout près de la membrane paroi de l'espace intercellulaire. Nous avons, dans le courant de notre travail, cité de nombreux exemples de ce fait : *Myoporum serratum* et *ellipticum* (pl. VIII, fig. 1-3), *Canna zebrina* (pl. X, fig. 49-51), *Hydrocleis Humboldti* (pl. XII, fig. 69-71).

Ce qui montre bien encore que les cellules sécrétrices restent vivantes pendant très longtemps, c'est la propriété qu'elles possèdent quelquefois de pouvoir se multiplier. Nous avons vu que c'est par suite d'une telle prolifération de cellules que se constituent les *thylles de canaux sécréteurs* des *Brucea*, des *Ailantus*, des *Dipterocarpus* (pl. XI et XII, fig. 55-65).

III. — GAINES DES CANAUX SÉCRÉTEURS.

Nous avons vu que très souvent les cellules qui limitent la poche sécrétrice ou le canal sécréteur éprouvent non seulement des cloisonnements radiaux qui augmentent le nombre des cellules de bordure, mais aussi des cloisonnements tangentiels qui ont pour effet de constituer autour du canal un certain nombre d'assises de cellules, généralement aplaties radialement. Les parois qui séparent les cavités cellulaires de ces cellules sont habituellement épaisses. Nous citerons, par exemple, comme présentant d'une façon toute spéciale cette

disposition, le *Brucea ferruginea* (pl. XI, fig. 55-59), le *Schinus molle* (pl. XI, fig. 52-54). La chose n'est pas toujours aussi marquée que dans ces deux cas ; souvent les assises cellulaires qui entourent les cellules de bordure ont des parois minces ; mais, alors, se sont épaissies, au moins, les parois tangentielles communes aux cellules de bordure et aux cellules de l'assise qui limitent extérieurement les premières. Ex.: *Eucalyptus callosa* (pl. VIII, fig. 8). La formation de ces assises cellulaires multiples à cellules aplaties radialement autour des cellules de bordure, même si les diverses parois restent minces, a néanmoins pour résultat de produire dans le sens radial, sur une certaine longueur, une plus grande épaisseur de paroi que si les cellules étaient plus larges et disposées par suite en assises moins nombreuses.

Nous pouvons donc dire que, d'une façon générale, *il existe autour d'un canal sécréteur une gaine protectrice spéciale et qui peut se présenter sous des aspects assez différents.*

Un fait qui montre bien nettement le rôle de protection et de soutien que jouent ces gaines, c'est celui présenté par la racine du *Philodendron Tiemsii* (1). Si une racine pousse à l'air, les canaux sécréteurs sont entourés d'une gaine de cellules sclérifiées à parois très épaisses. Cette même gaine a ses parois beaucoup moins épaissies si la racine est souterraine, et enfin elle disparaît complètement dans une racine rendue aquatique.

IV. — RÉPARTITION DES CANAUX SÉCRÉTEURS.

Si nous voulons résumer brièvement la répartition générale des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices dans les familles que nous avons étudiées, nous trouvons les résultats suivants :

Il existe seulement des poches sécrétrices chez les Myoporées, les Myrtacées, les Rutacées, les Myrsinées.

Ces poches ne se rencontrent jamais dans la racine ; on ne les trouve que dans la tige et les feuilles.

(1) Costantin, *Influence du milieu sur la racine* (*Ann. des sc. nat.*, 7e série, t. I, p. 161 et fig. 37-40, pl. VIII).

Il existe à la fois des poches sécrétrices et des canaux sécréteurs chez les Composées (au moins dans certaines tribus), les Hypéricacées, les Clusiacées, les Aroïdées.

Celles des Composées qui possèdent des canaux sécréteurs (Tubuliflores, Radiées, Labiatiflores) en ont à la fois dans la racine, la tige et les feuilles. Quelquefois (*Tagetes*) les canaux des feuilles sont remplacés par des poches sécrétrices.

Pour les Hypéricacées, il existe des canaux sécréteurs dans la racine et dans la tige. Certains des canaux de la tige (ceux de la moelle) s'arrêtent dans la tige, ne vont pas aux feuilles ; d'autres (ceux de l'écorce) pénètrent dans le pétiole, mais ils se terminent avant d'arriver dans le limbe. Dans le limbe existent en abondance des poches sécrétrices.

Chez les Clusiacées en général, on rencontre des canaux sécréteurs à la fois dans la racine, la tige et les feuilles. Le genre *Mammea* présente une particularité analogue à celle que nous venons de citer chez les *Tagetes*. Au lieu de canaux sécréteurs, ses feuilles possèdent seulement des poches sécrétrices.

Les Aroïdées présentent des canaux sécréteurs dans tous leurs membres. Un des genres que nous avons étudiés, l'*Homalonema*, offre cette particularité curieuse que, possédant des canaux sécréteurs dans la racine et dans le pétiole, il n'a dans sa tige que des poches sécrétrices.

On rencontre uniquement des canaux sécréteurs chez les Cannées, les Anacardiacées, les Simarubées, les Pittosporées, les Butomées. Ajoutons-y les Ombellifères et les Araliacées, que nous n'avons pas étudiées.

Chez les Anacardiacées, on rencontre des canaux sécréteurs dans tout le corps de la plante.

Les Simarubées en ont dans leur tige et dans leurs feuilles, mais n'en présentent pas dans leur racine.

Les Pittosporées en ont dans toutes leurs parties. Il en est de même des Ombellifères et des Araliacées, ainsi que des Diptérocarpées.

Les Butomées, ou du moins l'*Hydrocleis Humboldtii*, n'en

possèdent pas dans la racine, mais en ont dans la tige et le pétiole.

Enfin les Cannées n'en ont que dans la portion souterraine de leur tige.

Ce bref résumé peut donner lieu aux remarques suivantes :

Il n'existe jamais de poches sécrétrices dans la racine.

Elles peuvent exister à la fois dans la tige et les feuilles; ex.: Myrtacées. Mais, dans quelques cas, elles manquent presque complètement dans le premier de ces organes. Nous avons signalé que parmi les Rutacées, chez certaines espèces, *Boronia elatior*, *Coleonema album*, *Diosma cordata*, on en trouve extrêmement peu dans la tige, tandis que les feuilles de ces mêmes espèces en sont abondamment pourvues. Ce sont donc ces derniers organes qui paraissent être ceux dans lesquels se formeraient de préférence les poches sécrétrices.

Un autre fait qui a la même signification, c'est que lorsqu'une plante possède à la fois canaux sécréteurs et poches sécrétrices, les premiers se rencontrent plutôt dans les organes axiles, et les seconds dans les organes appendiculaires. Les Hypéricacées sont un bel exemple de ce fait. Les canaux médullaires restent dans la tige; les canaux corticaux pénètrent, il est vrai, dans le pétiole, mais ils s'arrêtent avant d'avoir atteint le limbe. Les *Tagetes* et les *Mammea*, que nous avons cités, présentent encore un exemple d'une disposition analogue.

Faisons remarquer cependant que l'*Homalonema rubescens*, une Aroïdée, fait exception. Sa racine et son pétiole possèdent des canaux sécréteurs, tandis qu'on ne rencontre dans sa tige que des poches sécrétrices.

On peut dire, en résumé, que canaux sécréteurs et poches sécrétrices ne sont que deux formes différentes d'un seul et même appareil. Les canaux se trouvent, non pas exclusivement, mais surtout dans la racine, la tige; les poches, que l'on ne trouve pas dans la racine, se manifestent surtout dans les feuilles. Mais, à part cette légère différence de situation, il n'existe guère que des ressemblances : même mode de formation et de développement, même produit contenu et mêmes fonctions.

V. — FONCTIONS DES CANAUX SÉCRÉTEURS ET DES LATICIFÈRES.

Ces deux sortes d'organes, en effet, ont les mêmes fonctions. Les huiles essentielles ou les matières oléorésineuses qui s'y réunissent restent dans leurs cavités sans jamais être reprises par la plante pour servir de nouveau à former des tissus. Ce sont donc véritablement des substances sécrétées, et les organes qui les renferment méritent bien le nom qui leur a été donné.

Rappelons ici les raisons qui nous font penser que les vaisseaux laticifères ont un rôle analogue et sont aussi des organes de sécrétion.

Ces raisons nous ont été fournies par des expériences faites sur la *Scorzonera hispanica*. Nous avons trouvé que le latex apparaît peu de jours après le commencement de la germination, période pendant laquelle les réserves, loin de se former, se consomment habituellement; qu'à partir de ce moment, le latex va en augmentant, tandis que les matières de réserve éprouvent le sort inverse. De plus, si l'on fait s'étioler des plantes qui ont commencé à se développer à la lumière, le latex, loin de disparaître, continue à se former de plus en plus abondant, et cependant, dans de telles circonstances, la plante est dans les conditions les plus favorables pour consommer ses réserves. Enfin, si l'on fait des germinations à l'obscurité, autre cas dans lequel le végétal vit surtout aux dépens de ses réserves, le latex d'abord se forme, ensuite va constamment en augmentant.

Nous n'ignorons point que certaines autres expériences dont nous avons parlé donnent des résultats peu concordants avec ceux que nous énonçons ici. Mais ne peut-il pas arriver qu'un tissu défini par sa structure et son mode de développement ait, d'une façon générale, un certain rôle, tandis que dans des cas particuliers, dans des conditions spéciales ou encore chez certaines plantes, il puisse avoir un autre rôle?

Quoi qu'il en soit, nous reconnaissons que pour préciser le

rôle des laticifères, des recherches expérimentales nombreuses sont encore nécessaires; mais nous croyons cependant que l'on peut énoncer la proposition suivante :

Dans le cas habituel, les vaisseaux laticifères constituent un tissu sécréteur; le latex est constitué principalement par des matières sécrétées.

VI. — ÉPOQUE DE LA DIFFÉRENCIATION DU TISSU SÉCRÉTEUR.

Nous avons, çà et là, indiqué dans le courant de notre travail le moment où apparaissait le tissu sécréteur, soit dans un être nouveau en voie de développement, soit dans une partie de cet être en voie de formation. Résumons brièvement les résultats auxquels nous sommes parvenue ou ceux qui ont été indiqués avant nous.

Dans certaines familles de plantes, l'embryon est déjà pourvu de canaux sécréteurs. Les Clusiacées, par exemple, en possèdent dans leur tigelle et dans leurs cotylédons; ils se différencient avant le système conducteur, bois ou liber. Le genre *Mammea* présente dans ses cotylédons, non des canaux, mais des poches sécrétrices qui sont très grandes.

Il en est de même chez certaines Composées, les *Tagetes*, par exemple. Il existe des canaux sécréteurs et dans sa radicule et dans sa tigelle. Ils se présentent sous forme de petits méats entaillés dans l'endoderme dédoublé, en face des faisceaux libériens s'il s'agit de la radicule, des faisceaux libéro-ligneux s'il s'agit de la tigelle, si toutefois il est permis d'employer dans ce cas l'expression faisceaux libéro-ligneux. Car le liber est en effet déjà différencié et facile à distinguer quand se constitue le canal sécréteur, mais on ne trouve pas encore trace d'une différenciation nette des vaisseaux; les trachées elles-mêmes, qui se forment les premières, ne sont encore représentées que par des cellules allongées, à parois minces et non lignifiées.

Les Ombellifères, aussi, possèdent de très bonne heure des canaux sécréteurs différenciés. On en rencontre dans la tigelle

et dans les cotylédons. Dans la tigelle, par exemple, on rencontre en face des faisceaux un arc de canaux formé généralement d'un grand canal quadrangulaire médian et de chaque côté de trois à cinq plus petits.

Ailleurs, l'embryon ne possède pas de système sécréteur différencié, mais ce système se constitue dès que la graine commence à germer. C'est ce qui se produit, entre autres familles, chez les Rutacées et chez les Myrtacées. Les Conifères non plus ne possèdent pas de canaux sécréteurs dans l'embryon; mais néanmoins ils naissent parfois de très bonne heure, car, dès l'époque où les cotylédons se débarrassent de l'enveloppe de la graine, on peut constater leur formation dans la tigelle; tel est le cas du *Pinus maritima*. Mais leur naissance n'est pas aussi hâtive dans d'autres genres ; car, à cet état de développement, la jeune plantule de *Thuya orientalis*, *Juniperus lycia*, *Cedrus deodara*, ne possède pas encore de canaux sécréteurs.

Quand un jeune organe se forme, s'il doit posséder des organes sécréteurs, c'est de très bonne heure qu'il les acquiert. Ainsi, dans une jeune racine de *Pittosporum*, les cellules sécrétrices sont presque les premières qui se distinguent de toutes les autres encore semblables entre elles, et qui acquièrent le plus tôt leurs caractères propres. « Alors qu'aucun vaisseau, qu'aucun tube criblé n'est encore différencié dans le cylindre central, comme le dit M. Van Tieghem, on voit déjà les canaux sécréteurs développés dans le péricycle et pleins d'huile. »

Il en est à peu près de même dans les jeunes feuilles. Nous l'avons vu dans le *Citrus Aurantium*, une feuille d'un à deux millimètres présente déjà des poches sécrétrices, alors qu'il existe à peine quelques tubes criblés différenciés et que le bois se réduit à quelques vaisseaux encore isolés!

Les jeunes feuilles de *Mammea*, d'*Hypericum*, etc., donnent lieu à des remarques analogues. Quand les poches sécrétrices y prennent naissance, le mésophylle des feuilles n'est encore constitué que par un parenchyme à cellules isodiamétriques presque homogène. Et, le plus souvent, elles ont déjà atteint

une grande taille ; elles sont déjà bordées par un grand nombre de cellules lorsque le parenchyme de la feuille se différencie en tissu en palissade et en tissu lacuneux.

Si nous étendons cet ordre de considérations aux vaisseaux laticifères, nous arrivons à des résultats identiques aux précédents. Nous avons vu, par exemple, que chez le *Scorzonera hispanica*, le latex commence à se former dès le deuxième ou le troisième jour de la germination. On sait en outre que chez les Euphorbes, les cellules à latex sont des premières qui se différencient dans l'embryon.

Un être vivant est le siège incessant de phénomènes d'assimilation et de phénomènes de désassimilation ; constamment de nouvelles quantités de substances sont incorporées à ses tissus, et de nouvelles quantités de substances cessent de faire partie de ces mêmes tissus. De là l'utilité pour la plante, si elle doit posséder des appareils sécréteurs différenciés, de se les constituer dès les premières phases de son développement.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

En résumé, le tissu que nous nous sommes proposé d'étudier dans ce travail est un tissu vivant. Il naît toujours de la même manière, par division et dissociation, non par destruction et résorption de cellules. C'est un tissu sécréteur. Il se présente sous deux formes : sous celle de canal ou sous celle de poche, et dans un cas comme dans l'autre, il est généralement entouré d'une gaîne protectrice. Les deux formes se rencontrent soit isolées, soit réunies. Mais on ne rencontre jamais de poches dans les racines, tandis qu'elles sont fréquentes surtout dans les feuilles. Les familles les plus diverses présentent soit l'une, soit l'autre de ces formes, soit toutes les deux. Le système sécréteur constitué par ces deux sortes d'organes se fait remarquer par sa différenciation précoce, soit dans l'être qui en possède, soit dans les parties de plantes où il se rencontre.

Ce travail a été fait au Laboratoire d'organographie et de physiologie végétale du Muséum d'histoire naturelle, sous la direction de M. le professeur Van Tieghem, qui m'a toujours prodigué les plus précieux et les plus bienveillants conseils. Je le prie d'agréer l'expression de ma respectueuse gratitude.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Lettres communes.

ps. Poche sécrétrice.
éc. Écorce.
b. Bois.
end. Endoderme.
ép. Épiderme.
l. Lacune de la poche sécrétrice ou du canal sécréteur.
c. s. Canal sécréteur.
moe. Moelle.
lb. Liber.
p. Péricycle.
més. Mésophylle.

Planche VIII.

Fig. 1-5. *Myoporum.*

Fig. 1. Coupe transversale voisine de l'extrémité d'une jeune *tige* de *Myoporum serratum.* Une cellule corticale mère de la poche sécrétrice est divisée en quatre cellules filles dont chacune présente un noyau.

Fig. 2. Coupe de la *tige* passant à travers une poche plus âgée. La lacune centrale est formée et les noyaux des cellules filles sont voisins des parois qui bordent cette lacune.

Fig. 3. Coupe transversale d'une jeune *tige* de *Myoporum ellipticum.* A la phase figurée sur la figure, les cellules de bordure ont beaucoup augmenté en nombre. Il y a eu des cloisonnements radiaux et aussi des cloisonnements tangentiels. Les cellules sécrétrices possèdent encore leur noyau. L'épiderme est un peu surélevé au-dessus de la poche.

Fig. 4. Coupe transversale d'une jeune *tige* de *Myoporum parvifolium.* Poche sécrétrice complètement développée. Les cellules de bordure très allongées tangentiellement, contiennent en grand nombre des gouttelettes huileuses *gh*, de tailles diverses.

Fig. 5. *Feuille* de *Myoporum parvifolium,* grossie trois fois. La surface de l'épiderme présente de nombreuses bosselures qui correspondent aux endroits où se développent les poches sécrétrices.

Fig. 6-10. *Eucalyptus.*

Fig. 6. Coupe transversale d'une jeune *tige* d'*Eucalyptus callosa*. La cellule mère d'une poche, séparée de l'épiderme par deux assises de cellules, s'est divisée, et la lacune est déjà formée.

Fig. 7. Poche plus âgée de la même plante. Les quatre cellules filles se sont allongées tangentiellement et la lacune s'est agrandie.

Fig. 8. Poche sécrétrice encore plus développée. Nombreuses cellules de bordure à parois épaisses du côté du tissu environnant. L'huile essentielle est contenue dans une cellule particulière, *r*; provenant de la croissance vers l'intérieur de la poche, puis de la division, d'une cellule de bordure.

Fig. 9 et 10. Poche sécrétrice plus grossie pour montrer la cellule spéciale qui contient l'huile essentielle.

Fig. 11-13. *Myrtus.*

Fig. 11. Coupe transversale d'une jeune *tige* de *Myrtus microphylla*. C'est une cellule *épidermique* qui donne naissance à la poche. Les quatre cellules filles commencent à se séparer.

Fig. 12. Coupe transversale d'une *tigelle* de *Myrtus latifolia*. Poche sécrétrice en voie de développement. Les deux cellules filles supérieures, c'est-à-dire extérieures, se sont divisées chacune par une cloison parallèle à l'épiderme.

Fig. 13. Coupe transversale d'une jeune *tige* de *Myrtus communis*. Poche sécrétrice *sous-épidermique*. Les cellules de bordure se sont divisées radialement et tangentiellement.

Fig. 14-15. *Melaleuca.*

Fig. 14. Coupe transversale d'une jeune *tige* de *Melaleuca decussata*. Poche sécrétrice provenant d'une cellule *sous-épidermique*. La lacune commence à se former.

Fig. 15. Cellules de bordure plus nombreuses et cavité plus grande.

Fig. 16-20. *Citrus.*

Fig. 16. Coupe transversale de la *tigelle* de *Citrus aurantium*. La cellule mère appartient à l'*épiderme*; elle est divisée par deux cloisons rectangulaires.

Fig. 17. État plus avancé. Les cellules filles écartées sont allongées tangentiellement et limitent une cavité losangique. Leur croissance a refoulé le tissu sous-jacent.

Fig. 18. Coupe transversale de la tigelle montrant quel est le développement des faisceaux au moment où la poche sécrétrice est à l'état représenté dans la figure précédente. Le liber est très peu développé et les vaisseaux du bois ne forment pas encore une zone continue.

Fig. 19. Poche un peu plus développée que dans la figure 17. Les deux cellules extérieures se sont divisées par une cloison parallèle à la surface de l'épiderme.

Fig. 20. Poche très développée. Autour de la lacune, plusieurs assises de cellules provenant des cloisonnements tangentiels des cellules de bordure.

Fig. 21-22. *Myrsine.*

Fig. 21. Coupe transversale du *pétiole* de *Myrsine africana.* Les cellules filles d'une cellule de l'*écorce* laissent déjà entre elles un petit méat, *mé*.

Fig. 22. La lacune s'est agrandie et il y a six cellules de bordure.

PLANCHE IX.

Fig. 23. *Myrsine.*

Fig. 23. Lacune plus grande encore. Cellules de bordure au nombre de dix. Les membranes qui leur sont communes avec les cellules de l'assise plus extérieure sont épaisses.

Fig. 24-25. *Tagetes.*

Fig. 24. Section transversale de la moitié du *cône radiculaire* du *Tagetes patula.* Les cellules de l'*endoderme* situées *en face du liber* se sont divisées en deux; ces diverses cellules arrondissant leurs angles, il en résulte de petits méats quadrangulaires, *mo.* Les méats extrêmes sont triangulaires, *m'o'*. La zone interne de l'écorce a ses cellules disposées en files radiales et en bandes concentriques. Entre les diverses cellules, il y a des méats quadrangulaires.

Fig. 25. Coupe transversale de la *tige* de *Tagetes erecta.* Le *canal sécréteur* est bordé par sept cellules et situé *en face du liber,* en dehors de l'assise à plissements. Les cellules de bordure se sont divisées par une cloison tangentielle.

Fig. 26-30. *Hypericum.*

Fig. 26. Section transversale d'une jeune *tige* d'*Hypericum floribundum.* Les cellules mères des canaux sécréteurs appartiennent à l'assise la plus externe du *péricycle.* A l'état représenté dans la figure, il n'y a encore que quatre cellules de bordure. Les cellules qui avoisinent le canal sécréteur contiennent des grains d'amidon.

Fig. 27. Canal un peu plus large. L'assise externe du péricycle donne naissance à du suber, *sub,* qui exfolie toute l'écorce.

Fig. 28. Canal plus développé et bordé par six cellules.

Fig. 29. Coupe de l'extrémité d'une *feuille* d'*Hypericum calicynum.* Mésophylle encore homogène, poche sécrétrice entourée déjà d'un grand nombre de cellules.

Fig. 30. Coupe du limbe adulte. *pp*, parenchyme en palissade ; *pl*, parenchyme lacuneux. Poche sécrétrice développée complètement. *mâc*, mâcle d'oxalate de chaux.

Fig. 31-34. *Mammea.*

Fig. 31. Coupe transversale de la *racine* de *Mammea americana*. Canal sécréteur formé dans l'*écorce*, très étroit encore et bordé par quatre cellules seulement.

Fig. 32. Canal agrandi et bordé par sept cellules. Une d'elles s'est divisée par une cloison tangentielle *ct*.

Fig. 33. Section transversale de la *tige*. Canal sécréteur formé dans la *moelle*; les cellules qui le limitent sont au nombre de douze, et elles sont beaucoup plus petites que les cellules environnantes.

Fig. 34. Coupe transversale de l'extrémité de la *feuille*. Canal déjà très développé dans un mésophylle peu différencié.

Fig. 35-36. *Clusia.*

Fig. 35. Section transversale de la *tigelle* de *Clusia rosea*. Canal sécréteur formé dans l'*écorce* et déjà bordé par huit cellules.

Fig. 36. Section transversale de la *tige* de *Clusia flava*. Le canal, né dans l'*écorce*, est bordé par un grand nombre de cellules beaucoup plus petites que les cellules environnantes.

Fig. 37-39. *Homalonema.*

Fig. 37. Coupe transversale de la *racine* d'*Homalonema rubescens*. Canal sécréteur né dans l'écorce, encore très étroit et limité seulement par quatre cellules.

Fig. 38. Canal plus développé et bordé par six cellules.

Fig. 39. Canal encore plus large et bordé par neuf cellules.

Fig. 40-41. *Raphidophora.*

Fig. 40. Coupe transversale de la *tige* de *Raphidophora pinnata*. Canal né dans l'*écorce*, n'existant encore qu'à l'état de petit méat, *mé*, provenant de l'écartement de quatre cellules. Les cellules qui le limitent, ainsi que les autres cellules de l'écorce, possèdent de gros noyaux, *n*.

Fig. 41. Canal plus développé et commençant à prendre une forme irrégulière.

PLANCHE X.

Fig. 42-43. *Raphidophora.*

Fig. 42. Canal encore plus large et de section irrégulière. Une des cellules de bordure se divise par une cloison tangentielle, *ct*.

Fig. 43. Canal encore plus large et bordé de cellules nombreuses, parmi lesquelles quelques-unes font saillie à son intérieur en forme de papilles *pa*.

Fig. 44. — Canal complètement développé. *pa*, papille. Les cellules de l'écorce contiennent en grand nombre de petits grains d'amidon.

Fig. 45-51. *Canna*.

Fig. 45. Coupe transversale de la base de la *tige* de *Canna sanguinea*. —*gr*, groupe de petites cellules de la *moelle* différenciées qui, par leur écartement, constitueront la cavité du canal sécréteur.

Fig. 46. Les petites cellules *gr* se sont écartées et la cavité s'est formée.

Fig. 47. Coupe transversale du *rhizome*. Canal bordé par un assez grand nombre de petites cellules.

Fig. 48. Canal sécréteur complètement formé.

Fig. 49. Coupe transversale du *rhizome* de *Canna zebrina*. Canal *médullaire* déjà bordé d'un assez grand nombre de petites cellules.

Fig. 50. Canal plus développé. Quelques cellules s'avancent en papille, *pa*, dans sa cavité.

Fig. 51. Canal encore plus développé. A cet état, il existe encore des noyaux dans les cellules de bordure, ils touchent la paroi qui limite le canal. Les grandes cellules de la moelle contiennent de l'amidon *a*.

Planche XI.

Fig. 52-54. *Schinus*.

Fig. 52. Coupe transversale du *pétiole* de *Schinus molle*. Début du canal sécréteur formé dans le *liber*. Sa section est allongée.

Fig. 53. État plus avancé. Il s'est produit de nombreuses cloisons radiales et tangentielles. A cet état, le faisceau libéro-ligneux ne présente encore qu'une seule trachée, *tr*.

Fig. 54. Canal encore plus développé et entouré de nombreuses assises de petites cellules à parois épaisses. — *v*, vaisseaux du faisceau.

Fig. 55-59. *Brucea*.

Fig. 55. Coupe transversale d'un *rameau* de *Brucea ferruginea*. Le canal sécréteur doit son origine à l'écartement de cellules du *bois primaire*, *bp*.

Fig. 56. Coupe transversale d'un rameau d'un à deux ans. Cellules de bordure très nombreuses et ayant donné naissance à beaucoup d'assises cellulaires concentriques. Certaines des cellules présentent des ponctuations, tant celles qui limitent directement le canal, *cp*, que les voisines plus extérieures, *c'p'*. Certaines cellules proéminent dans l'intérieur du canal, *th*; c'est le début d'un *thylle*.

Fig. 57. Coupe transversale d'un rameau présentant un canal presque bouché par une cellule de bordure *th*. — *cp* et *c'p'*, cellules ponctuées.

Fig. 58. Coupe d'un rameau de trois à quatre ans. Plusieurs des cellules de bordure font saillie dans le canal *th*. — *v*, vaisseaux du bois secondaire ; *pl*, parenchyme ligneux secondaire.

Fig. 59. Coupe d'un rameau de même âge dans lequel les cellules de bordure se sont accrues et multipliées, donnant de la sorte un tissu, *thylle*, qui obstrue presque complètement le canal. — *mé*, méat subsistant entre les cellules du thylle ; *cp*, cellules ponctuées.

Planche XII.

Fig. 60-61. *Ailantus*.

Fig. 60. Coupe transversale d'un *rameau de deux ans* d'*Ailantus glandulosa*. Le canal sécréteur se forme dans le *bois primaire* par écartement de cellules, qui ensuite se divisent plusieurs fois tangentiellement, de façon à former plusieurs assises concentriques. — *th*, cellule de bordure proéminant dans le canal ; *a*, grains d'amidon.

Fig. 61. Coupe transversale d'un *rameau de deux ans* montrant un canal plus développé que le précédent.— *th*, cellules qui formeront un thylle.

Fig. 62-65. *Dipterocarpus*.

Fig. 62. Section transversale du *bois secondaire* d'un *rameau âgé* de *Dipterocarpus*.— *v*, large vaisseau appartenant au bois secondaire ; *th*, *thylle à l'intérieur du vaisseau*, renfermant des grains d'amidon, *a*, *cl*, cellules ligneuses contenant aussi de l'amidon.

Fig. 63. Coupe transversale d'un *rameau âgé*. — *v*, large vaisseau du *bois secondaire* montrant à son intérieur trois cellules ayant pénétré dans le vaisseau par les ponctuations et y ayant formé un thylle.

Fig. 64. Coupe transversale du bois secondaire d'un rameau.— *th*, cellule formant un *thylle dans un canal sécréteur ; a*, grains d'amidon dans des cellules ligneuses.

Fig. 65. Coupe transversale du *bois primaire* de la *tige*. — *th*, début de thylle dans un canal sécréteur.

Fig. 66-68. *Pittosporum*.

Fig. 66. Coupe transversale d'une *tige* de *Pittosporum Tobira*. Canaux sécréteurs formés dans le *péricycle*. Deux d'entre eux, *cs* et *c's'*, se touchent par leurs cellules sécrétrices.

Fig. 67. Coupe transversale d'une *tige*. Deux canaux sécréteurs, *cs*, *cs*, arrivent à avoir leurs cavités en communication par suite de l'écartement des cellules sécrétrices qui les séparaient. *c's'*, autre canal sécréteur dont

les cellules sécrétrices sont séparées de celles des deux autres par une assise de cellules.

Fig. 68. Coupe transversale d'une *racine.* Canal sécréteur formé dans le *péricycle en face du bois*, et limité par cinq cellules, l'une des quatre primitives s'étant divisée par une cloison radiale *c*.

Fig. 69-71. *Hydrocleis Humboldtii.*

Fig. 69. Coupe transversale de la *tige aérienne* de l'*Hydrocleis Humboldtii.* Canal sécréteur formé dans le parenchyme *cortical* et bordé par quatre cellules seulement, pourvues chacune d'un noyau *n*, contre sa paroi interne. — *cp*, cellule du parenchyme ayant un noyau *n'*.

Fig. 70. Canal plus âgé ; cinq cellules de bordure. — *cp*, cellule du parenchyme.

Fig. 71. Canal encore plus développé.

ÉTUDE

SUR

LA FORME DU SAC EMBRYONNAIRE DES ROSACÉES

Par M. F. WENT

La forme du sac embryonnaire des Rosacées offre des détails que je crois assez intéressants pour les décrire, surtout parce qu'ils me semblent appuyer l'opinion que les Rosacées et les Saxifragées ont une origine commune, ou que les Rosacées descendent des Saxifragées. J'ai fait ces recherches principalement dans le laboratoire de M. le professeur Ph. Van Tieghem ; je me permets de lui témoigner ma reconnaissance pour la bienveillance avec laquelle il a mis à ma disposition les ressources de son laboratoire du Muséum.

On sait qu'il existe une grande analogie entre les Rosacées et les Saxifragées, et qu'on place généralement ces deux familles tout près l'une de l'autre dans le système. Ce sont les Spiréées qui relient, par le genre *Neviusia*, les Rosacées aux Saxifragées (par les genres *Hoteia*, *Luthea*, *Astilbe*) (1). La différence principale entre les Rosacées et les Saxifragées, c'est que les espèces de la première famille n'ont pas d'albumen. Chez les Spiréées seulement, il y a des traces d'albumen dans les graines mûres ; mais ce tissu se trouve toujours dans les jeunes graines, quoiqu'il y disparaisse plus tard. Ce phénomène nous mène déjà à la conclusion que les Rosacées doivent descendre de plantes en possession d'un albumen. De plus, on voit que l'avortement est le plus complet

(1) Voy. Ph. Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 1498 et 1511, Le Maout et Decaisne, traduction anglaise, p. 386 et 394. Bentham et Hooker mettent les Rosacées et les Saxifragées sous les nos 76 et 77, dans le *Cohors XI Rosales*.

dans les Prunées qui sont, comme on le sait, le type le plus prononcé des Rosacées, et qui s'éloignent le plus des Saxifragées, tandis qu'elles se rapprochent des Légumineuses. Je montrerai, dans ce petit mémoire, que, parmi les autres Rosacées, on trouve toutes sortes de degrés intermédiaires entre les Spiréées et les Prunées, en ce qui concerne le développement du sac embryonnaire et de l'albumen.

Malpighi avait déjà observé les phénomènes que présentent les graines des *Prunus* et des *Amygdalus*, comme on le voit sur ses planches (1).

En regardant un ovule du *Prunus avium*, quand il est prêt à la fertilisation (pl. XIII, fig. 1, *a*), on voit qu'il est anatrope et que le sac embryonnaire s'étend du micropyle à la chalaze. Le sac embryonnaire a la forme d'un haltère, c'est-à-dire qu'il se compose de deux parties élargies et d'une partie étroite au milieu. La partie élargie supérieure (j'appelle supérieure ce qui se trouve près du micropyle) est plus grande que la partie inférieure. Près du micropyle, se trouve naturellement l'oosphère avec les synergides, et à l'autre extrémité, tout près de la chalaze, les antipodes. Le noyau du sac embryonnaire se trouve dans la partie élargie supérieure, à proximité du rétrécissement. Après la fécondation, l'œuf commence à se diviser; il en est de même du noyau. De cette manière, il se forme un petit embryon et un tapis de noyaux tout autour du sac embryonnaire. Ces noyaux commencent à se former dans la partie supérieure, et, en se divisant, ils arrivent peu à peu dans la partie inférieure. Quelque temps après, il se forme, par cloisonnement entre les noyaux, une couche d'albumen périphérique seulement dans la partie élargie supérieure. Peu à peu, cette partie se remplit d'albumen; elle grossit en même temps que l'embryon commence à former ses cotylédons (fig. 1, *b*). Les deux autres parties du sac embryonnaire restent tout à fait sans albumen, et le contenu se désorganise, en commençant par la division directe (fragmentation) des

(1) Malpighi, *Opera omnia*, *Londini*, 1686, pars I, *Anatome plantarum*, tab. XXXVII, fig. 233; tab. XXXVIII, fig. 233-236.

noyaux dans la partie inférieure. Dans un état de développement un peu plus avancé, on voit que l'albumen s'est agrandi énormément, et que l'embryon a ses cotylédons plus distincts. Le tissu nucellaire commence à avorter, par la pression de l'albumen. Les parties moyennes et inférieures du sac embryonnaire sont un peu comprimées par l'albumen.

Un ovule du *Prunus Padus* avait un sac embryonnaire qui avait la même forme que celui du *Prunus avium;* il s'y trouvait un tout petit embryon et un tapis de noyaux dans tout le sac. La seule différence avec l'autre espèce de *Prunus* était la forme de l'ovule, qui était beaucoup plus ovale.

Pour le *Prunus domestica*, j'ai trouvé une série complète des différents états du développement des graines. Ici encore, il y a un sac embryonnaire avec un élargissement à l'extrémité supérieure et un à l'extrémité inférieure. Après la fécondation, l'embryon commence à se développer, et il se forme dans le sac un tapis de noyaux (fig. 2, *a*). Puis, la partie élargie supérieure du sac embryonnaire se remplit d'un albumen, tandis que l'embryon se développe de plus en plus. L'albumen accroît toujours et supplante une partie du tissu nucellaire (fig. 2, *b*). Les deux autres parties du sac embryonnaire forment beaucoup de plis. L'albumen grossit plutôt qu'il ne se développe longitudinalement, jusqu'à ce que la moitié supérieure de la graine soit remplie de l'albumen avec l'embryon (fig. 2, *c*). Ce dernier s'est beaucoup agrandi, et, en croissant, il supplante l'albumen, qui, de son côté, supplante le tissu nucellaire. De cette manière, il se forme beaucoup plus de plis, dans la partie moyenne du sac embryonnaire. Quand l'embryon atteint presque sa grandeur définitive, le tissu nucellaire et les deux parties indivises du sac embryonnaire sont presque tout à fait avortées, et il ne reste qu'une très petite quantité d'albumen (fig. 2, *d*).

J'ai fait une préparation d'une jeune graine du *Cerasus arduennensis*, dont la partie supérieure du sac embryonnaire était remplie d'albumen et d'un embryon déjà assez grand, tandis que la partie moyenne et l'élargissement infé-

rieur étaient dépourvus d'albumen et très nettement limités de l'autre partie; dans un ovule plus jeune, immédiatement après la fécondation, j'ai vu un sac embryonnaire avec ses deux élargissements; il s'y trouvait un tapis de noyaux, tandis que l'embryon commençait à se développer.

J'ai fait des observations sur des Amandiers de deux espèces, les *Amygdalus dulcis* et *nana;* comme les deux plantes ne présentaient aucune différence en ce qui concerne les ovules et les graines (excepté la grandeur des graines, qui sont plus petites dans l'*Amygdalus nana*) et comme les états de développement se complétaient, je donnerai une description générale du mode de développement de l'albumen dans le genre *Amygdalus*. Toutefois, je désignerai toujours dans laquelle des deux espèces j'ai trouvé le développement que je décris. Au moment de la fécondation, l'ovule, qui est ovale, contient un sac embryonnaire très allongé (*Am. dulcis*), avec des élargissements assez faibles aux deux extrémités (fig. 3, *a*). Le noyau se trouve dans la partie supérieure. Après la fécondation, l'embryon commence à se développer très lentement, et il se forme un tapis de noyaux à la périphérie de tout le sac embryonnaire (fig. 3, *b*). Plus tard, la partie supérieure du sac embryonnaire est remplie d'albumen (*Am. nana*), pendant qu'il se forme un très petit embryon, et que les deux autres parties ne manifestent aucun cloisonnement, et, de cette manière, sont limitées très distinctement de la partie supérieure (fig. 3, *c*). Alors l'embryon commence à croître pendant que tous les autres organes de la graine restent assez stables. Les cotylédons remplacent l'albumen, qui, de son côté, supplante le tissu nucellaire et ne s'agrandit plus (*Am. dulcis*, fig. 3, *d*). La partie moyenne du sac embryonnaire commence à se plisser (fig. 3, *e*). Ces plis augmentent d'autant plus que l'embryon grandit (*Am. nana*, fig. 3, *f*) et que l'albumen, qui est poussé en avant par les cotylédons, fait avorter presque tout à fait le tissu nucellaire. Dans l'état suivant, l'embryon occupe presque toute la graine, de manière qu'il n'y a plus que

des traces de l'albumen, du tissu nucellaire et des deux parties indivises du sac embryonnaire (fig. 3, *g*). Ces trois tissus ne font plus voir de cellules distinctes. Dans la graine mûre, il n'y a plus que le tégument et l'embryon.

Dans le genre *Armeniaca*, j'ai examiné deux espèces, l'*Armeniaca vulgaris* et l'*Armeniaca Numa;* elles étaient identiques en ce qui concerne le développement des graines. Au moment de la fécondation, le sac embryonnaire a la même forme que dans les autres Prunées, quoique la partie élargie inférieure soit aussi grande que la partie supérieure (fig. 4, *a*). Plus tard, pendant que l'embryon commence à se développer, il se forme un tapis de noyaux à la périphérie du sac embryonnaire (fig. 4, *b*), et puis la partie supérieure commence à se remplir d'albumen. Mais la quantité d'albumen formée est très minime, de manière que, quand l'embryon atteint la demi-grandeur de la graine, l'albumen forme, au-dessous de l'embryon, une couche qui a seulement une épaisseur de trois ou quatre cellules (fig. 4, *c*). Les autres parties du sac embryonnaire se plissent comme toujours, et sont comprimées et avortées, de même que le tissu nucellaire dans les autres Prunées.

Je vais aborder maintenant la question de savoir si, dans les autres Rosacées, il y a des points de rapprochement avec le développement des graines des Prunées. Examinons d'abord les Pyrées.

Dans le *Mespilus germanica*, on trouve un ovule qui, au moment de la fécondation, a un sac embryonnaire conforme à celui des Prunées, c'est-à-dire qu'on y voit une partie étroite au milieu de deux parties élargies aux extrémités; il s'étend du micropyle à la chalaze. Après la fécondation, l'embryon se développe très lentement, tandis qu'il se forme un tapis de noyaux à la périphérie du sac (fig. 5, *a*). Par cloisonnement, il se produit ensuite une couche d'albumen. Plus tard, l'albumen remplit tout le sac embryonnaire; celui-ci se gonfle de manière que sa forme particulière se perd, et que l'albumen a une forme ovale (fig. 5, *b*). Toutefois, il y a un tout petit reste

du sac embryonnaire, qui demeure sans division, et qu'on voit plissé à la partie inférieure de la graine par suite de la croissance de l'albumen. L'embryon commence à grandir et supplante peu à peu tout l'albumen et le tissu nucellaire. Donc il y a ici une différence dans le mode de développement par rapport aux Prunées. Tandis que là la partie supérieure seulement du sac embryonnaire se remplit d'albumen, et que l'autre partie est avortée, on voit ici que l'albumen se forme presque dans tout le sac embryonnaire et que, par conséquent, celui-ci perd la forme d'un haltère.

Dans le *Malus cerasifera*, le sac embryonnaire a toujours la même forme que dans les Prunées; la partie élargie supérieure y est beaucoup plus grosse que la partie inférieure. Après la fécondation, il se forme un tapis de noyaux, pendant que l'embryon commence à se développer (fig. 6, *a*). Plus tard, tout le sac est rempli d'albumen, la forme en est par là altérée et demi-ovale (fig. 6, *b*). L'embryon se développe de plus en plus et supplante aussi bien l'albumen que le tissu nucellaire, de manière qu'il ne reste aucune trace de ces deux organes dans les graines mûres. Quand les cotylédons ont presque atteint leur grandeur définitive, on voit que le reste de l'albumen montre deux parties distinctes (fig. 6, *c*); celle qui se trouve près de la chalaze est plus petite que l'autre. Il est possible qu'il y ait ici une première différenciation, qui mène aux phénomènes curieux de l'albumen des Prunées.

Dans le *Pyrus malifolia*, j'ai observé seulement le commencement de la formation de l'albumen; mais c'est la même chose que dans le *Malus*, seulement le sac embryonnaire est plus délié que dans ce genre.

Dans l'*Aria chamæmespilus*, enfin, le sac embryonnaire n'a plus la forme d'un haltère, mais est simplement ovale. Après la formation d'un tapis de noyaux, il se développe un albumen qui est supplanté tout à fait par l'embryon, de manière que la graine mûre se compose seulement du tégument et de l'embryon.

Dans les autres Rosacées, le développement des graines

est encore plus simple. Dans l'*Agrimonia Eupatoria*, les ovules possèdent, au moment de la fécondation, un sac embryonnaire assez étroit, plus gros près du micropyle. Au milieu, on voit une trace d'un rétrécissement, et, un peu au-dessus de cet endroit, se trouve le noyau (fig. 7, *a*). Après la fécondation, l'embryon commence à se développer, et il se forme un tapis de noyaux dans la périphérie du sac embryonnaire, qui grossit beaucoup (fig. 7, *b*). Il me manque ici un état dans le développement, mais plus tard, quand l'embryon a presque sa grandeur définitive, on voit quelques restes de l'albumen, mais comprimés par la croissance des cotylédons.

Dans le *Geum coccineum*, l'ovule a un sac embryonnaire assez large, de forme ovale, un peu plus gros en haut qu'en bas. Après la fécondation, pendant que l'embryon commence à se développer, il se forme un tapis de noyaux (fig. 8, *a*). Par cloisonnement entre ces noyaux, naît ensuite l'albumen, qui déplace dans la plus grande partie le tissu nucellaire (fig. 8, *b*). L'embryon commence à croître, et, en grandissant, il comprime et fait avorter peu à peu tout l'albumen et le tissu nucellaire.

Dans l'ovule du *Rosa canina*, le sac embryonnaire est ovale et assez gros. Après la fécondation, il se forme un tapis de noyaux (fig. 9, *a*) et plus tard un albumen (fig. 9, *b*). Ce dernier est supplanté, ainsi que le tissu nucellaire, par l'embryon grandissant.

Dans le *Rubus borealis*, on voit tout à fait la même chose que dans le *Rosa canina*, un sac embryonnaire ovale, qui se remplit d'albumen, tandis que ce dernier, ainsi que le tissu nucellaire, est supplanté plus tard par l'embryon.

Dans l'*Alchemilla hybrida*, j'ai seulement observé un jeune ovule peu de temps après la fécondation. On y voit un très petit embryon, et un sac embryonnaire si gros qu'il occupe presque toute la place de l'ovule, de manière qu'il ne reste que très peu du tissu nucellaire. Dans la périphérie de ce sac s'était formé un tapis de noyaux (fig. 10).

Enfin, dans le *Spiræa ulmifolia*, le sac embryonnaire est passablement gros et se remplit d'albumen. Pendant que l'embryon se développe, il supplante la plus grande partie de l'albumen et le tissu nucellaire; ce qui est curieux, c'est qu'ici on trouve encore dans la graine mûre un peu d'albumen qui n'a pas été résorbé.

Tels sont les faits que je voulais décrire. Il me semble qu'ils concordent assez bien avec les idées qu'on s'est faites de l'origine des Rosacées, et que j'ai déjà mentionnées au commencement de ce petit mémoire.

En effet, si les Rosacées descendent des Saxifragées, ou si ces deux familles ont pour origine commune une famille en possession d'albumen, il faut trouver, dans l'ontogénèse des Rosacées, des restes d'albumen, comme je l'ai démontré. Dans la plupart des cas, cet albumen est tout à fait avorté; il semble que, dans les graines mûres, ce tissu n'est pas nécessaire aux plantes; seulement, dans les Spiréées, on trouve quelques traces rudimentaires d'albumen à l'état mûr des graines. Aussi, les Spiréées forment-elles le point de transition entre les Saxifragées et les Rosacées. Les Spiréées possèdent encore un sac embryonnaire ovale et assez gros, tandis que, dans les Pyrées et les Prunées, qu'on place généralement à l'autre extrémité des Rosacées, cet organe a la forme particulière que j'ai décrite.

Entre ces deux points extrêmes, on trouve quelques étapes de transition. L'*Alchemilla hybrida* a encore un sac embryonnaire très gros, où il peut se former beaucoup d'albumen. La largeur a déjà diminué dans le *Rosa canina* et le *Rubus borealis*, quoique le sac y soit encore gros et ovale. Dans les *Geum*, la forme en est un peu altérée, parce que la largeur diminue en allant du micropyle à la chalaze. Dans l'*Agrimonia Eupatoria*, enfin, le sac embryonnaire est plus étroit et la partie la plus grosse se trouve en haut, tandis qu'il y a une trace de rétrécissement au milieu. Comme on le voit par la position du noyau un peu au-dessus de la partie étroite, ce rétrécissement

est le même que celui qui se trouve dans les Pyrées et les Prunées. Seulement, après qu'il s'est rempli d'albumen, le sac embryonnaire a encore la forme ovale. Dans les Pyrées, on trouve déjà la forme caractéristique du sac embryonnaire, c'est-à-dire une partie étroite au milieu, et deux grosseurs aux extrémités. Dans le *Malus cerasifera*, tout le sac est rempli d'albumen ; mais, quand ce dernier est supplanté par l'embryon, on voit une petite différenciation, telle que je l'ai décrite plus haut. Dans le *Mespilus germanica*, enfin, la forme du sac embryonnaire est la même que dans le *Malus*, et, comme ici, il se gonfle quand il se remplit d'albumen, mais il reste une toute petite partie sans albumen à l'extrémité inférieure. C'est le commencement du phénomène curieux qui se trouve dans les Prunées et que j'ai décrit en détail : la partie supérieure seulement se remplit d'albumen, tandis que les deux autres parties du sac embryonnaire sont plissées par la compression et avortées. On trouve ce phénomène dans les *Amygdalus dulcis* et *nana*, les *Prunus domestica*, *Padus* et *avium* et le *Cerasus arduennensis*. Enfin, dans les *Armeniaca vulgaris* et *Numa*, l'albumen ne se développe presque pas du tout, quoique le sac embryonnaire ait la même forme que dans les autres Prunées, et qu'il se forme aussi un tapis de noyaux.

Naturellement, je ne veux pas dire que la série que je viens de donner nous fasse voir la phylogénie exacte des Rosacées. Seulement, on voit que les genres qui se trouvent dans le système naturel entre les Spiréées d'un côté et les Pyrées et Prunées de l'autre, ont des formes et des modes de développement du sac embryonnaire et de l'albumen intermédiaires entre ces deux extrêmes de la grande famille des Rosacées. La biologie de ces faits curieux nous est tout à fait inconnue ; mais c'est la même chose ailleurs ; on n'a pas encore la moindre idée de la raison de cet avortement soit du tissu nucellaire, soit de l'albumen, qui se trouve dans un si grand nombre de plantes.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XIII

Les figures sont un peu schématisées. Partout je n'ai figuré qu'un seul tégument pour éviter des complications. Le pointillage des différentes figures représente un tapis de noyaux. Partout *t* veut dire tégument; *n*, tissu nucellaire; *a*, albumen; *e*, embryon.

Fig. 1, *a-c*. Développement d'un ovule du *Prunus avium*.

Fig. 1, *a* (grossissement, $\frac{8}{1}$). Un ovule au moment de la fécondation.

Fig. 1, *b* ($\frac{5}{1}$). L'albumen s'est formé, l'embryon commence à se développer.

Fig. 1, *c* ($\frac{4}{1}$). Graine mûre.

Fig. 2, *a-d*. Développement d'un ovule du *Prunus domestica*.

Fig. 2, *a* ($\frac{3,5}{1}$). Après la fécondation, le tapis de noyaux s'est formé.

Fig. 2, *b* ($\frac{2}{1}$). L'albumen est formé; commencement du développement de l'embryon.

Fig. 2; *c* ($\frac{3}{1}$). Un peu plus tard, le tissu nucellaire commence à avorter; la partie inférieure du sac embryonnaire est plissée; l'albumen est supplanté par l'embryon.

Fig. 2, *d* ($\frac{9}{1}$). Partie inférieure d'une graine, peu de temps avant la maturité; on voit les derniers restes du tissu nucellaire de l'albumen et de la partie inférieure du sac embryonnaire.

Fig. 3, *a-g*. Développement des ovules des *Amygdalus*.

Fig. 3, *a* ($\frac{4}{1}$). *Amygdalus dulcis*. Au moment de la fécondation.

Fig. 3, *b* ($\frac{4}{1}$). *Amygdalus dulcis*. Le tapis de noyaux s'est formé dans la partie supérieure du sac embryonnaire.

Fig. 3, *c* ($\frac{4}{1}$). *Amygdalus nana*. L'albumen s'est formé; l'embryon commence à se développer.

Fig. 3, *d* ($\frac{4}{1}$). *Amygdalus nana*. Croissance de l'embryon.

Fig. 3, *e* ($\frac{3}{1}$). *Amygdalus dulcis*. Partie inférieure. On voit les plis de la partie inférieure du sac embryonnaire; le tissu nucellaire commence à avorter, tandis que l'albumen est supplanté par l'embryon.

Fig. 3, *f* ($\frac{4}{1}$). *Amygdalus nana*. Partie inférieure; les mêmes phénomènes que dans la figure 3, *e*, mais plus manifestes.

Fig. 3, *g* ($\frac{4}{1}$). *Amygdalus dulcis*. Partie inférieure d'une graine presque mûre. On voit les restes du tissu nucellaire, de l'albumen et de la partie inférieure du sac embryonnaire.

Fig. 4, *a-c*. Développement des ovules des *Armeniaca*.

Fig. 4, *a* ($\frac{8}{1}$). *Armeniaca vulgaris*. Moment de la fécondation.

Fig. 4, *b* ($\frac{3}{1}$). *Armeniaca Numa*. Le tapis de noyaux s'est formé.

Fig. 4, *c* ($\frac{2}{1}$). *Armeniaca Numa.* Partie d'une graine à moitié mûre; il y a seulement une toute petite couche d'albumen, tandis qu'on voit des plis dans la partie inférieure du sac embryonnaire.

Fig. 5, *a-b.* Développement des ovules du *Mespilus germanica.*

Fig. 5, *a* ($\frac{7}{1}$). Le tapis de noyaux s'est formé.

Fig. 5, *b* ($\frac{7}{1}$). L'albumen occupe presque tout le sac embryonnaire, seulement en bas, il y a un petit reste du sac sans albumen.

Fig. 6, *a-c.* Développement des ovules du *Malus cerasifera.*

Fig. 6, *a* ($\frac{8}{1}$). Le tapis de noyaux s'est formé.

Fig 6, *b* ($\frac{8}{1}$). L'albumen occupe tout le sac embryonnaire qui a perdu sa forme particulière; l'embryon est déjà assez grand.

Fig. 6, *c* ($\frac{8}{1}$). Partie inférieure d'une jeune graine presque mûre. On voit une toute petite couche d'albumen, qui est différenciée en deux parties.

Fig. 7, *a-b.* Développement des ovules de l'*Agrimonia Eupatoria.*

Fig. 7, *a* ($\frac{16}{1}$). Au moment de la fécondation. Le sac embryonnaire a un tout petit rétrécissement au milieu.

Fig. 7, *b* ($\frac{11}{1}$). Le tapis de noyaux s'est formé. Le sac embryonnaire s'est élargi énormément.

Fig. 8, *a-b.* Développement des ovules du *Geum coccineum.*

Fig. 8, *a* ($\frac{9}{1}$). Le tapis de noyaux s'est formé; la partie supérieure du sac embryonnaire est un peu élargie.

Fig. 8, *b* ($\frac{9}{1}$). Tout le sac embryonnaire est rempli d'albumen, tandis que l'embryon se développe.

Fig. 9, *a-b.* Développement des ovules du *Rosa canina.*

Fig. 9, *a* ($\frac{16}{1}$). Le tapis des noyaux s'est formé; le sac embryonnaire a encore une forme assez allongée.

Fig. 9, *b* ($\frac{11}{1}$). Tout le sac embryonnaire est rempli d'albumen; l'embryon se développe.

Fig. 10. Un ovule de l'*Alchemilla hybrida* avec un tapis de noyaux. Le sac embryonnaire a une forme assez large. L'embryon commence à se développer.

LE PÉTIOLE DES DICOTYLÉDONES

AU POINT DE VUE DE L'ANATOMIE COMPARÉE ET DE LA TAXINOMIE (1)

Par M. Louis PETIT

Je passerai rapidement en revue les divers systèmes et tissus que l'on rencontre dans le pétiole des Dicotylédones, en insistant principalement sur le système libéro-ligneux.

Les *poils* du pétiole ne fournissent pas de caractères importants pour la classification. Cependant les poils étoilés caractérisent assez bien les Malvacées et les Tiliacées, quoiqu'on les retrouve dans quelques espèces appartenant à des familles très différentes (*Solanum texanum*, *Verbascum nigrum*, *Phlomis chrysophylla*, *Scutellaria*, *Viburnum Lantana*).

Je signalerai les curieux poils de l'*Atriplex portulacoides*, qui en se soudant forment, au-dessus de l'épiderme, une enveloppe protectrice.

La *membrane externe de l'épiderme* est tantôt unie, tantôt plissée longitudinalement. Son épaisseur est généralement de 5 μ; parfois elle est plus mince : elle n'a que 3 μ, dans le *Clerodendron fœtidum* et le *Cyclanthera pedata;* d'autres fois elle est plus épaisse : dans les Renonculacées, par exemple, elle atteint souvent 10 μ; elle mesure 12 μ dans le *Nicotiana glauca;* 15 μ dans le *Phyllirea angustifolia;* 20 μ dans le *Nerium Oleander*.

La membrane externe est toujours plus ou moins cuticularisée; dans certains cas, cette cuticularisation est presque totale, par exemple dans l'*Illicium anisatum*.

(1) Cet article est le résumé d'un travail qui vient de paraître dans les *Mémoires de la Société des sciences physiques et naturelles de Bordeaux*, 3e série, t. III, p. 217-404, 6 planches.

Les *cellules épidermiques* ont des formes très variables, et leurs variations sont indépendantes des familles et des genres. Les cellules épidermiques de l'*Anagyris fœtida* sont remarquables à cause de leur grand allongement dans le sens radial.

J'ai rencontré du *liège* dans le pétiole du *Ficus repens*, du *Theobroma Cacao* et du *Hoya carnosa*. Dans les deux premiers, il est en contact avec l'épiderme; dans le troisième il en est séparé par quatre ou cinq assises de parenchyme.

Le *collenchyme* constitue une couche hypodermique plus ou moins épaisse, continue dans les Rosacées, Malvacées, Solanées, Scrofularinées, Cucurbitacées. Il forme des faisceaux distincts correspondant aux faisceaux libéro-ligneux périphériques dans les *Rumex*, dans les Ombellifères.

Le collenchyme n'est pas toujours en contact immédiat avec l'épiderme; dans certains cas il en est séparé par une ou deux assises de parenchyme chlorophyllien (*Lycopersicum esculentum*, *Solanum tuberosum*, *Nicotiana glauca*).

Le *tissu conjonctif*, à cause de sa grande variabilité, ne peut fournir de caractères de famille ou de genre.

Les *cristaux*, au contraire, acquièrent par leur fixité une grande importance taxinomique.

On les rencontre dans le pétiole des Dicotylédones sous quatre formes différentes : 1° raphides; 2° granulations cristallines; 3° cristaux isolés; 4° mâcles.

Les raphides, fréquentes chez les Monocotylédones, sont rares chez les Dicotylédones; sur cinq cents plantes, je n'en ai observé que huit, dont six appartiennent à des familles très différentes.

Les cristaux pulvérulents caractérisent surtout les Solanées.

On en trouve aussi dans quelques Chénopodiacées et Amarantacées, dans l'*Aucuba japonica*, dans les *Sambucus nigra* et *Ebulus*.

Les cristaux isolés (prismes ou octaèdres) n'existent d'ordinaire qu'associés aux mâcles, excepté dans les Légumineuses où ils existent seuls.

Les mâcles se rencontrent dans les Urticacées, Polygonées, Chénopodiées (*partim*), Amarantacées (*partim*), Cupulifères, Juglandées, Salicinées, Platanées, Rosacées, Géraniacées, Oxalidées, Malvacées, Araliacées, Cornées, Saxifragacées, Asclépiadées, Apocynées (*partim*), Caprifoliacées.

On retrouve dans le pétiole les différents *tissus sécréteurs* connus : cellules, poches, canaux, laticifères articulés et non articulés, etc.

On trouve dans certains pétioles, au pôle externe des faisceaux libéro-ligneux, un croissant composé de *fibres à parois épaisses*, non lignifiées, très réfringentes, brillantes comme du collenchyme. On peut aussi rencontrer ces fibres au pôle interne des faisceaux. Ce sont des éléments mécaniques, qui d'ordinaire ne coexistent pas avec les fibres scléreuses sur la même coupe transversale. Mais ces deux espèces de fibres peuvent se substituer l'une à l'autre dans la longueur du pétiole. Ainsi, dans le *Cercis siliquastrum*, les faisceaux libéro-ligneux sont logés dans une masse de fibres dont la membrane est sclérifiée au milieu du pétiole, épaissie simplement à son extrémité foliaire.

Les fibres épaisses se voient principalement chez les Malvacées, les Crucifères, les Ombellifères, les Composées.

Le *sclérenchyme* se présente sous trois formes différentes : à l'état de parenchyme, fibres et cellules pierreuses.

Je n'ai rencontré de cellules pierreuses que dans deux plantes : le *Hoya carnosa* et le *Magnolia grandiflora*.

J'ai trouvé exceptionnellement des fibres scléreuses éparses dans l'hypoderme du *Theobroma Cacao*, mais d'ordinaire elles sont accolées aux faisceaux libéro-ligneux. Du reste le sclérenchyme n'existe pas habituellement dans toute la longueur du pétiole; la plupart du temps, il fait défaut dans sa région basale, ce qui facilite évidemment les mouvements d'oscillation de cet organe.

Le sclérenchyme existe dans un certain nombre de Renonculacées, dans la plupart des Rosacées, dans toutes les Légumineuses (sauf *Trifolium* et *Medicago*), dans les Cupulifères,

les Juglandées, les Platanées. En dehors de ces familles, on n'en trouve qu'exceptionnellement.

Il faut noter que si le pétiole des plantes ligneuses renferme d'ordinaire du sclérenchyme, il peut aussi en être dépourvu (Urticacées, *Paulownia*). D'autre part, on rencontre du sclérenchyme dans le pétiole de certaines plantes herbacées (Rosacées, Légumineuses). Son existence dans le pétiole n'est donc pas en relation avec la lignosité de la plante, elle paraît surtout dépendre des affinités naturelles de cette plante.

J'ai montré que le *parcours des faisceaux libéro-ligneux* peut se ramener à quelques types qu'on peut ranger en deux groupes, les types *simples* et les types *complexes*.

TYPES SIMPLES

A. Les faisceaux présentent la même disposition (soudés ou distincts) à l'initiale et à la caractéristique (1).

I. Faisceaux distincts à la caractéristique et à l'initiale.

Les faisceaux sont parallèles et disposés symétriquement de chaque côté du plan médian. En général, il existe un faisceau médian inférieur. On retrouve la même disposition dans toute la longueur du pétiole, à part quelques ramifications et anastomoses, qui varient suivant les espèces et n'ont par suite aucun caractère général.

α. Le faisceau médian inférieur n'est guère plus grand que les autres (Polygonées, Crucifères, Cucurbitacées, Ombellifères, Composées).

β. Le faisceau médian inférieur est prédominant, quelquefois unique (Solanées, Scrofularinées, Asclépiadées, Rosacées).

γ. Le faisceau médian manque dans un grand nombre de Labiées (*Phlomis*, *Salvia*).

II. Faisceaux soudés en anneau à la caractéristique et à l'initiale (*Bignonia*, *Acanthus*, *Wigandia*).

B. Les faisceaux présentent des dispositions inverses à l'initiale et à la caractéristique.

(1) J'appelle *initiale* la coupe transversale de la base du pétiole, *caractéristique* la coupe transversale du sommet du pétiole.

III. Faisceaux soudés en anneau à l'initiale, devenant par leur divergence distincts à la caractéristique (*Psoralea*, *Apios*, *Phaseolus*, *Erythrina*).

IV. Faisceaux distincts à l'initiale, formant par leur convergence un anneau à la caractéristique (*Heuchera*, *Ribes*).

TYPES COMPLEXES

V. *Rosacées.* — Le système libéro-ligneux débute par trois faisceaux, qui plus loin se soudent entre eux. Chaque faisceau latéral émet soit avant, soit après sa réunion au faisceau médian, un faisceau latéral qui, à son tour, peut donner naissance à un autre faisceau. Cette disposition est constante chez toutes les Rosacées et ne se retrouve pas ailleurs.

VI. *Malvacées*, *Géraniacées.* — A l'origine du pétiole, on trouve cinq faisceaux (abstraction faite de petits faisceaux intercalaires). Les deux supérieurs se soudent, et il ne reste plus que quatre faisceaux, qui tantôt restent isolés (Géraniacées), tantôt s'unissant en anneau (Malvacées); on retrouve le même type dans quelques Tiliacées, et dans certaines familles voisines des Géraniacées, comme les Tropæolées, les Oxalidées.

VII. *Cornées.* — Dans un grand nombre de ces plantes, chez les *Viburnum* et beaucoup de Légumineuses arborescentes ou frutescentes, le système libéro-ligneux débute par trois faisceaux. De chaque faisceau latéral naît un fascicule; il en part deux du faisceau médian. Ces quatre fascicules, en se soudant deux à deux, donnent naissance à deux faisceaux qui se portent en haut. Les trois faisceaux primitifs se soudent et forment à la caractéristique un arc de cercle dont les faisceaux supérieurs occupent la corde.

VIII. *Cupulifères.* — Le système libéro-ligneux peut se composer, à l'initiale, de faisceaux distincts qui, plus loin, se soudent en anneau incomplet, ou bien débuter immédiatement par un anneau incomplet ou un arc de cercle. Tantôt il reste à cet état, et offre à la caractéristique la forme d'un U (*Betula*). Tantôt les extrémités de l'arc se recourbent en dedans, se soudent entre elles et se séparent de la portion principale, de manière que la caractéristique présente un anneau avec faisceau intramédullaire, dont le bois est supérieur (*Quercus pedunculata*). Tantôt les extrémités de l'arc se recourbent en dehors, et par un processus analogue au précédent il se pro-

duit un anneau surmonté d'un faisceau dont le bois est supérieur (*Alnus glutinosa*).

Le pétiole de l'*Ostrya virginiana* réunit les deux dispositions précédentes, c'est-à-dire que les branches de l'anneau libéro-ligneux s'infléchissent d'abord en dedans et forment un faisceau intramédullaire comme dans le *Quercus*, puis elles se réfléchissent en dehors comme dans l'*Alnus glutinosa*.

IX. *Salicinées.* — Chez les *Salix*, on trouve à l'initiale trois faisceaux, qui plus loin se recourbent pour former trois cercles. Ceux-ci se rapprochent et se fusionnent en un anneau.

Dans les *Populus*, le système libéro-ligneux débute de la même manière. Mais les trois cercles, avant de se souder, se segmentent chacun en deux : il existe alors six cercles, trois inférieurs et trois supérieurs. Les trois inférieurs se soudent en anneau comme chez les *Salix;* les trois supérieurs, en se fusionnant et en se segmentant, comme je l'ai indiqué en détail, à propos du *Populus alba*, se transforment en deux anneaux placés l'un au-dessus de l'autre, de façon que la caractéristique présente trois anneaux superposés.

X. *Juglandées.* — A la base du pétiole, on trouve un anneau triangulaire. Du côté supérieur de ce triangle partent des faisceaux, qui forment au-dessus de lui, soit une rangée rectiligne (*Juglans*), soit des anneaux circulaires ou elliptiques (*Carya*, *Pterocarya*).

XI. *Platanées.* — Chez les *Platanus*, le système libéro-ligneux débute par un certain nombre de faisceaux rayonnés, placés à la périphérie du pétiole : nous en avons trouvé huit chez le *Platanus occidentalis;* ces faisceaux, en suivant une marche curieuse et compliquée, que j'ai complètement décrite, finissent par former un anneau inférieur bien net, surmonté de deux autres qui ne sont, pour ainsi dire, qu'ébauchés.

XII. *Bauhiniées.* — Le système libéro-ligneux du *Cercis siliquastrum* se compose, à l'origine, de trois faisceaux qui se soudent pour former un anneau. Cet anneau, en se segmentant, produit un cercle plus petit, supérieur. Puis l'anneau se fragmente en trois ellipses, une médiane et deux latérales; le cercle supérieur se partage en deux cercles, qui finissent par se fusionner avec les ellipses latérales; tandis que l'ellipse médiane s'ouvre à sa partie supérieure. La caractéristique présente donc deux faisceaux annulaires latéraux et un faisceau médian en forme d'U.

Bien que différent en apparence, le trajet des faisceaux du *Bauhinia racemosa* peut se rattacher à celui du *Cercis siliquastrum*. Dissemblables au début, les systèmes libéro-ligneux de ces deux pétioles présentent, à un certain niveau, des dispositions presque identiques.

Il est intéressant de remarquer qu'en dépit des ramifications et des anastomoses qui ne sont pas exactement symétriques, les faisceaux se montrent disposés symétriquement par rapport au plan médian du pétiole : *à l'initiale* (coupe transversale de la base du pétiole), à la *pseudo-initiale* (coupe transversale faite immédiatement au-dessus de la gaine) et à la *caractéristique* (coupe transversale du sommet du pétiole).

A propos du parcours des faisceaux libéro-ligneux, je ferai remarquer que dans certains pétioles on retrouve, sur des coupes antérieures à la caractéristique, la même disposition du système libéro-ligneux qu'à la caractéristique d'autres pétioles d'espèces ou de genres voisins. Ainsi, il existe à la caractéristique du *Populus ontariensis* un anneau inférieur surmonté de quatre petits anneaux symétriques ; cette disposition se voit également dans le *P. alba*, sur une coupe antérieure à la caractéristique. Les Juglandées, les Bauhiniées, les Géraniacées, les Malvacées..., etc., présentent des faits analogues, qui seront sans doute de quelque utilité pour déterminer les rapports et les degrés de parenté des différents genres ou espèces.

Nous venons de voir que, dans certains cas, le système libéro-ligneux affecte des dispositions remarquables et propres à certaines familles. Mais on peut se demander si ces diverses dispositions n'obéissent pas à quelque loi plus générale.

D'après M. C. de Candolle, elles peuvent se ramener à deux systèmes différents : le système ouvert et le système fermé. « Dans le premier cas, la coupe transversale du pétiole et des nervures ne présente que des faisceaux disposés en arc, dont la convexité est tournée vers la périphérie de l'organe. Les deux extrémités de cet arc laissent entre elles un espace dépourvu de ligneux, au-dessous de la partie médiane supé-

rieure. Dans le second cas, la coupe transversale de la partie dans laquelle il existe un système fermé présente des faisceaux symétriquement disposés tout autour de la moelle. Lorsque les faisceaux d'un système fermé sont nombreux, ils arrivent à former un véritable anneau ligneux semblable à celui d'une tige ligneuse. »

Et M. C. de Candolle ajoute : « Qu'en général, on observe que l'une ou l'autre de ces dispositions fondamentales est commune à toutes les espèces d'un genre ou d'une famille, lorsque celle-ci représente un type nettement caractérisé sous les autres rapports. »

Cela n'est guère admissible, car d'une part un très grand nombre de pétioles présentent, suivant la coupe considérée, un système ouvert et un système fermé, et d'autre part M. C. de Candolle a négligé de dire en quel point il fallait faire cette coupe.

En revanche, j'ai été frappé de ce fait, c'est que les caractéristiques des plantes herbacées, Renonculacées, Ombellifères, Cucurbitacées, Composées..., etc., possèdent des faisceaux distincts (le médian ne prend pas un grand développement); tandis que dans les caractéristiques des plantes ligneuses (1) (Cupulifères, Salicinées..., etc.), le système libéro-ligneux prend la forme d'un arc ou d'un anneau.

Certains faits exceptionnels viennent confirmer cette observation. Ainsi toutes les Renonculacées y compris les *Pæonia*, sauf le *P. Moutan* (frutescent), présentent à la caractéristique des faisceaux distincts; le *P. Moutan*, au contraire, possède un anneau libéro-ligneux. Le *Cordia sebestana*, parmi les Borraginées, donne lieu à la même remarque.

Parfois, les plantes herbacées, mais de taille élevée, offrent des caractères mixtes. Ainsi, l'*Humulus Lupulus* et le *Lophospermum scandens* ont, à la caractéristique, un certain nombre de faisceaux disposés en cercle, écartés les uns des autres, mais réunis par un anneau de liber.

(1) Sous cette dénomination, je comprends surtout les plantes arborescentes, frutescentes et sous-frutescentes.

Je dois dire, cependant, que la règle énoncée ci-dessus n'est pas d'une généralité absolue.

Dans certaines familles, en effet, la différence entre les plantes herbacées et les plantes ligneuses n'est pas aussi nette que chez les Urticacées et les Légumineuses. Cela peut arriver de deux façons : ou bien les plantes ligneuses ont des faisceaux distincts, grêles, disposés en fer à cheval (*Sambucus nigra*); ou bien les plantes herbacées ont des faisceaux arciformes (Solanées) ou annulaires (Malvacées). Mais dans les familles où il en est ainsi, les plantes ligneuses se distinguent encore des herbes, par la plus grande importance du système libéro-ligneux.

Tous ces faits peuvent se résumer de la façon suivante. — *En général, la caractéristique présente des faisceaux distincts dans les herbes, fusionnés en arc ou en anneau dans les plantes ligneuses frutescentes. Dans les familles qui font exception à cette règle, les plantes ligneuses se distinguent encore des herbes par le plus grand développement ou la coalescence plus complète du système libéro-ligneux de leur caractéristique.*

Caractéristique. — La plupart des tissus qui composent le pétiole conservent sensiblement la même disposition dans toute la longueur de cet organe, et pour la connaître on peut généralement faire une coupe à un endroit quelconque du pétiole. Il n'en est pas de même du système libéro-ligneux. Dans la plupart des plantes herbacées, il ne varie guère : les faisceaux restent distincts dans toute l'étendue du pétiole, et l'on ne constate que d'insignifiantes variations dans leur nombre. Mais dans quelques plantes herbacées et dans la majorité des plantes ligneuses. les faisceaux, généralement distincts à la base, se réunissent plus loin pour former un ou plusieurs anneaux.

Ces modifications dans la disposition des faisceaux se poursuivent souvent jusqu'à l'extrémité terminale du pétiole. C'est donc la coupe terminale qui présentera dans chaque plante la disposition la plus compliquée et la plus régulière, et qui offrira d'une plante à l'autre le plus de différences : c'est par

conséquent la coupe la plus instructive. Je lui ai donné le nom de *caractéristique*, car dans bien des cas elle suffit, sans qu'on ait recours à d'autres coupes, pour reconnaître la famille d'une plante et quelquefois son genre. Les genres *Populus*, *Platanus*, *Liquidambar*, *Quercus*, *Corylus*, *Juglans*, *Pelargonium*, *Cercis*, *Bauhinia*, etc., sont immédiatement reconnaissables à leur caractéristique.

TABLEAU

RÉSUMANT LES CARACTÈRES DIFFÉRENTIELS DU PÉTIOLE DANS LES PRINCIPALES FAMILLES DE DICOTYLÉDONES (1).

A. La caractéristique renferme des canaux sécréteurs.

a. Un canal sécréteur au centre des faisceaux libéro-ligneux annulaires de la caractéristique. — *Liquidambarées.*

b. Il existe d'ordinaire un canal sécréteur en arrière de chaque faisceau périphérique.

1. Pas de cristaux; faisceaux isolés rapprochés de l'épiderme; collenchyme hypodermique discontinu.......................... *Ombellifères.*
2. Ordinairement des mâcles; faisceaux distincts ou soudés, disposés en cercle; collenchyme continu.................... *Araliacées.*

c. Canaux sécréteurs disposés irrégulièrement; collenchyme hypodermique continu.

1. Mâcles, faisceaux soudés en anneau à la caractéristique...................... *Malvacées* (2). *Tiliacées* (2). *Sterculiacées.*
2. Pas de mâcles; faisceaux distincts à la caractéristique...................... *Composées* (2-3).

(1) Dans la rédaction de ce tableau, je n'ai pas tenu compte des exceptions. Je n'y ai point fait entrer les familles dont je n'ai étudié que quelques représentants : Acanthacées, Bignoniacées, Dipsacées, Hydrophyllées, Magnoliacées, Polémoniées, Verbénacées..., etc.

(2) *Partim.*

(3) Dans un certain nombre de Composées, on trouve en arrière de chaque

B. La caractéristique ne renferme pas de canaux sécréteurs.

a. Faisceaux bicollatéraux.

1. Faisceau médian très développé.

α. Laticifères fibreux...... *Asclépiadées*, *Apocynées*.
β. Cellules laticifères disposées en files... *Convolvulacées*.
γ. Pas de laticifères; granulations cristallines.......................... *Solanées*.
δ. Pas de laticifères; mâcles............ *Myrtacées*.

2. Faisceaux à peu près égaux; pas de cristaux. *Cucurbitacées*.

b. Pas de faisceaux bicollatéraux.

1. Mâcles.

Ce groupe comprend les *Rosacées*, les *Malvacées*, les *Géraniacées*, les *Tropæolées*, les *Oxalidées*, les *Cupulifères*, les *Salicinées*, les *Juglandées*, les *Platanées*, qui se distinguent les unes des autres et des familles suivantes par le parcours de leurs faisceaux. Il en est de même de la plupart des *Cornées* et des *saxifragacées* (*Ribes*, *Heuchera*, *Hydrangea*).

Beaucoup d'*Urticacées* se distinguent immédiatement par leurs laticifères fibreux. Les *Cannabinées* ne comprennent que deux genres, facilement reconnaissables à leur caractéristique. Les *Urticées*, les *Polygonacées*, les *Chénopodiacées* (*partim*), les *Amarantacées* (*partim*) présentent des ressemblances. Cependant le genre *Polygonum* se différencie par son gros faisceau médian supérieur.

2. Pas de mâcles.

α. Granulations cristallines très nombreuses dans la même cellule. *Amarantacées*, *Chénopodiacées* (1).
β. Cristaux isolés.............................. *Légumineuses* (1).
γ. Pas de cristaux (à part les cristaux aciculaires).

faisceau libéro-ligneux un canal sécréteur comme dans les Ombellifères; mais il sera facile de les distinguer les unes des autres grâce à l'hypoderme collenchymateux, qui est d'ordinaire continu dans les Composées, discontinu dans les Ombellifères.

(1) *Partim*.

Nous trouvons dans ce groupe γ des *Légumineuses* appartenant, sauf quelques exceptions, aux tribus des Podalyriées, des Génistées, des Trifoliées et des Lotées. Elles renferment d'ordinaire du sclérenchyme, à l'exception des *Trifolium* et des *Medicago*. Certaines sont immédiatement reconnaissables à leurs cellules tannifères; beaucoup de Trifoliées se distinguent par le trajet particulier de leurs faisceaux.

Les *Scrofularinées*, les *Oléinées*, les *Borraginées* et les *Labiées* ont un faisceau extérieur prépondérant. Elles sont habituellement dépourvues de sclérenchyme. Dans les Oléinées, le liber acquiert plus d'importance que dans les Scrofularinées. on y rencontre parfois de petits cristaux prismatiques. Les poils des Borraginées renferment d'ordinaire dans leur membrane des cristaux de carbonate de chaux. Beaucoup de Labiées se distinguent par l'absence de faisceau médian impair.

Les familles suivantes ont des faisceaux parallèles à peu près égaux.

Les *Papavéracées* et les *Composées* renferment des tissus sécréteurs. Mais les Composées ont ordinairement des fibres épaisses, quelquefois même des fibres scléreuses, qu'on ne retrouve pas chez les Papavéracées.

Les *Crucifères* ont des fibres épaisses comme les Composées, mais ne renferment pas de tissus sécréteurs. Beaucoup de Crucifères peuvent se reconnaître immédiatement à la structure de leurs faisceaux rayonnés.

Les *Renonculacées* se distinguent par la coupe transversale de leurs faisceaux libéro-ligneux (une ellipse allongée radialement, dans laquelle le liber a la forme d'un petit cercle ou d'une ellipse); par l'anneau du sclérenchyme qui entoure ces faisceaux (*Thalictrum*, *Aquilegia*); dans certains cas, par le contour réniforme de la caractéristique (*Ranunculus*).

L'étude du trajet des faisceaux nous a montré tout l'intérêt que présente le pétiole au point de vue de l'anatomie comparée. Le tableau précédent fait ressortir son importance dans

les questions de taxinomie, et met en évidence son utilité au point de vue pratique, lorsqu'il s'agit, par exemple, de déterminer la famille d'une plante (Cupulifères, Salicinées, Juglandées, Géraniacées, Malvacées..., etc.) et même son genre (*Pelargonium*, *Cercis*, *Bauhinia*, *Liquidambar*, *Populus*, *Platanus*..., etc.); mais il est évident qu'il n'en est pas toujours ainsi. En tout cas, on peut, grâce au pétiole, classer une plante dans un groupe restreint, et reconnaître souvent, à défaut de la tige, si elle est herbacée ou ligneuse.

Conclusion. — Je terminerai ce résumé en indiquant les principaux résultats de mes recherches. Elles ont porté sur près de cinq cents espèces, réparties en trois cents genres et quarante-huit familles; elles nous ont fait connaître :

1° Le parcours des faisceaux libéro-ligneux dans un grand nombre de pétioles; jusqu'à présent cette étude avait été négligée par les botanistes ;

2° La possibilité de grouper les nombreux trajets étudiés en un petit nombre de types. Quelques-uns de ces types caractérisent une famille, une tribu ou un genre. Les genres les plus curieux se rencontrent chez les Géraniacées, Malvacées, Cornées, Cupulifères, Salicinées, Juglandées, Platanées, Bauhiniées, Liquidambarées ;

3° La loi qui préside à la disposition générale des faisceaux libéro-ligneux, de la caractéristique chez les plantes herbacées et ligneuses. *Le plus souvent* ils sont isolés dans le premier cas, soudés ensemble dans le second ;

4° L'importance du pétiole pour la Taxinomie (1).

(1) Ces résultats ont été communiqués à l'Académie des sciences (séances des 11 et 26 octobre 1886); depuis ils ont été confirmés par les recherches de M. le Dr Acqua, publiés par le *Malpighia* (1887, p. 267-282).

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS CE VOLUME.

ORGANOGRAPHIE, ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES.

TABLE DES MATIÈRES

PAR NOMS D'AUTEURS.

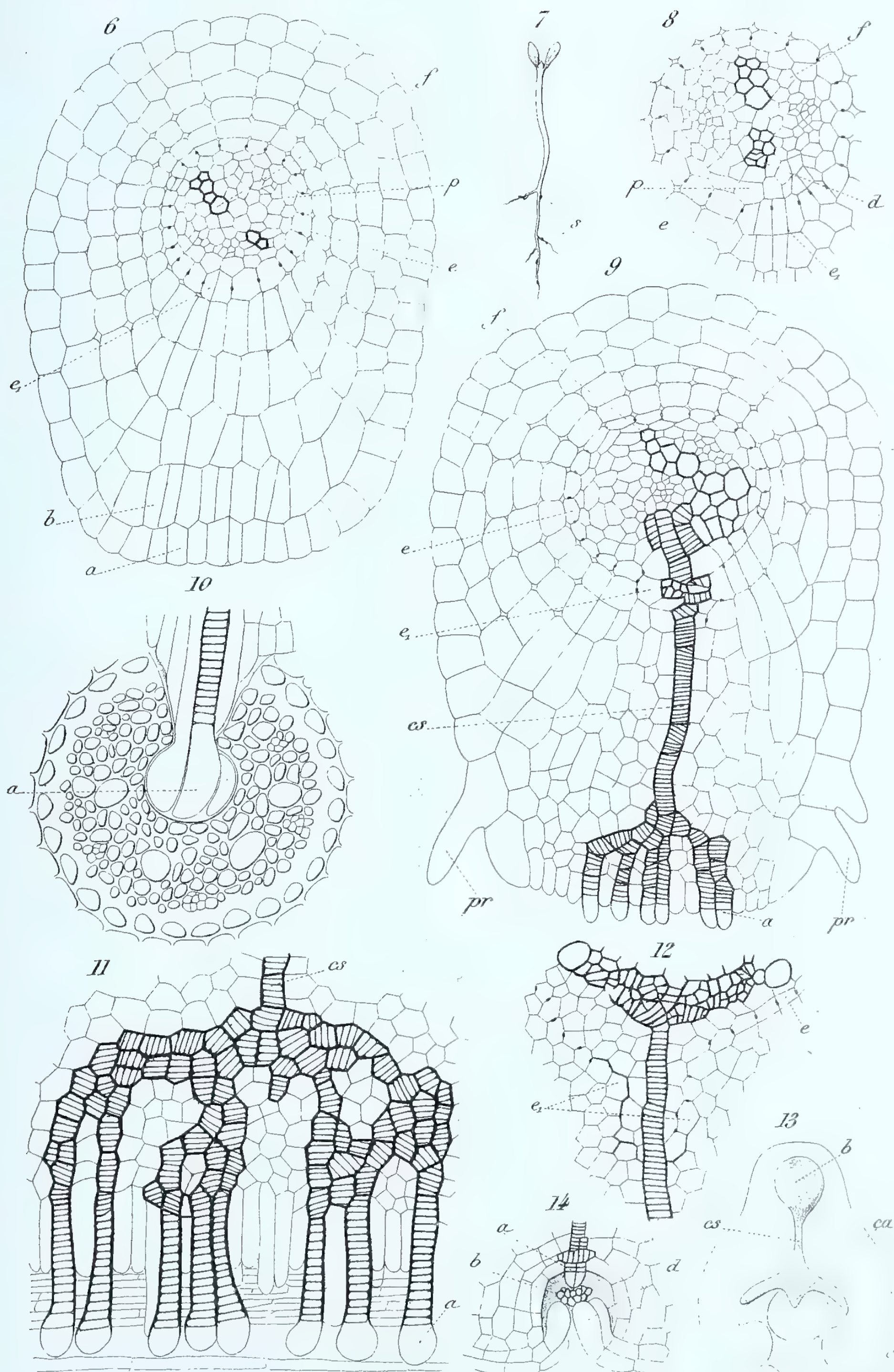
TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME

10349. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris

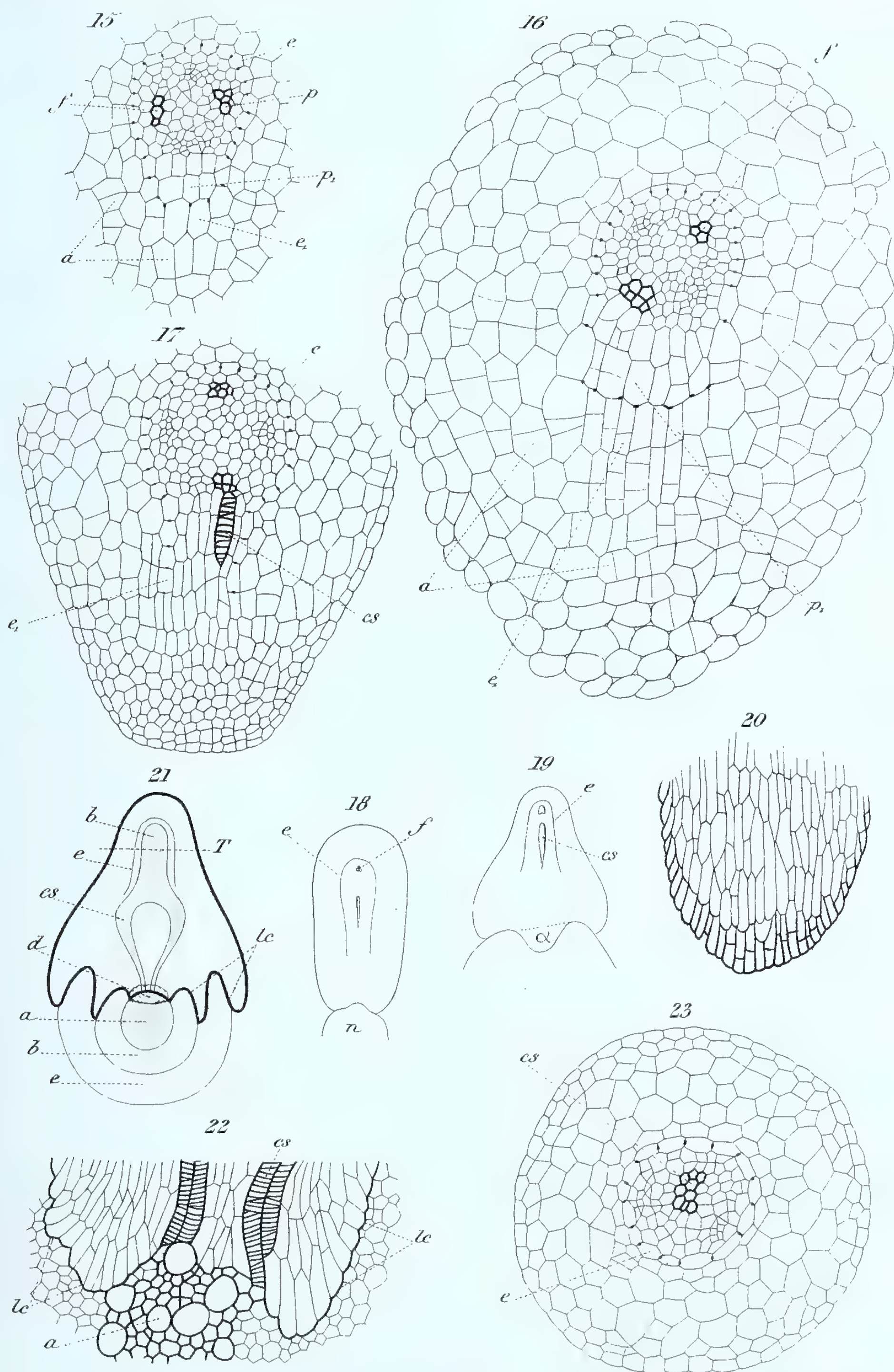
M. L. du S. del. Dufour sc.

Melampyrum pratense (1-5).



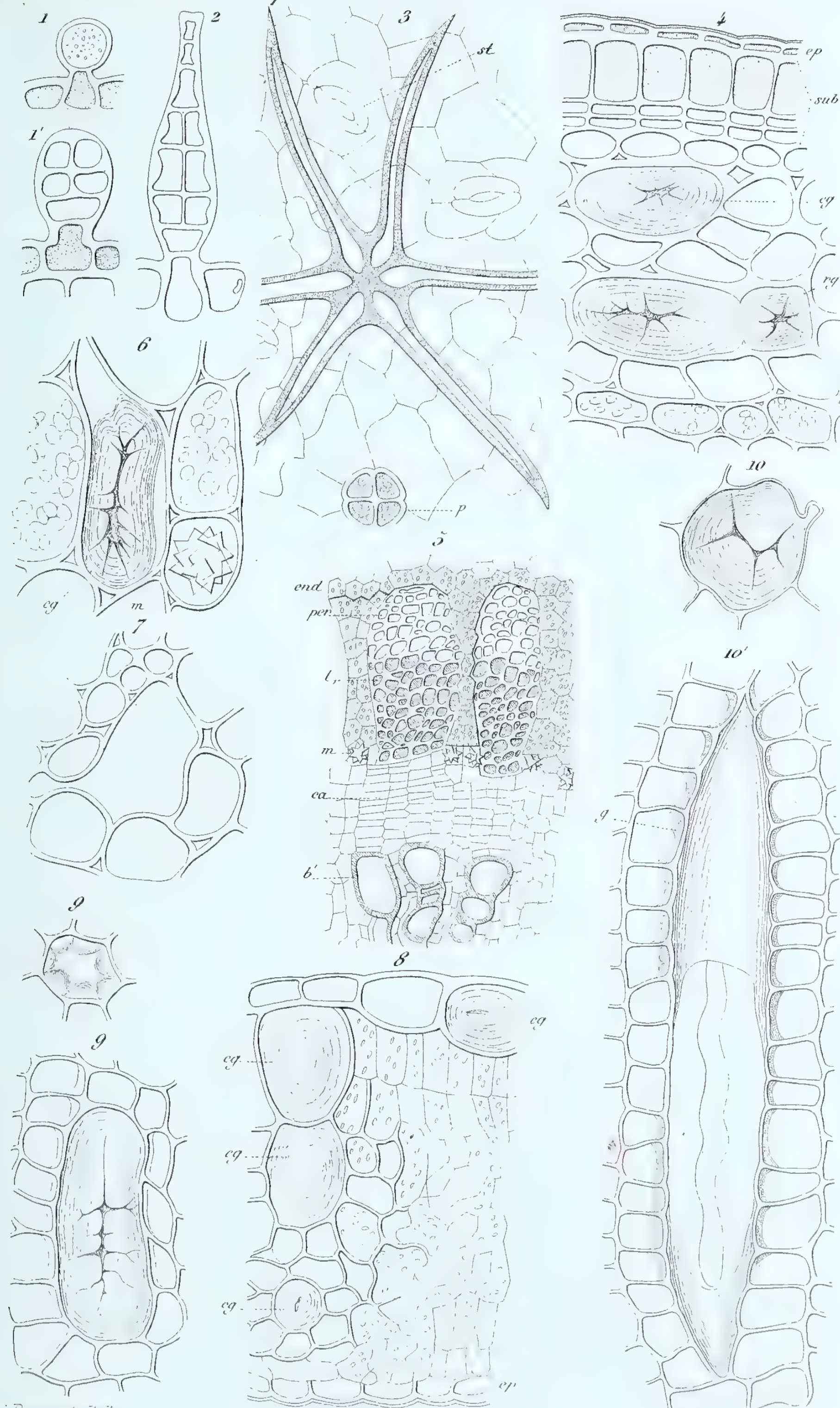
M. L. du S. del.

Pedicularis sylvatica (6-12). Rhinanthus major (13-14).

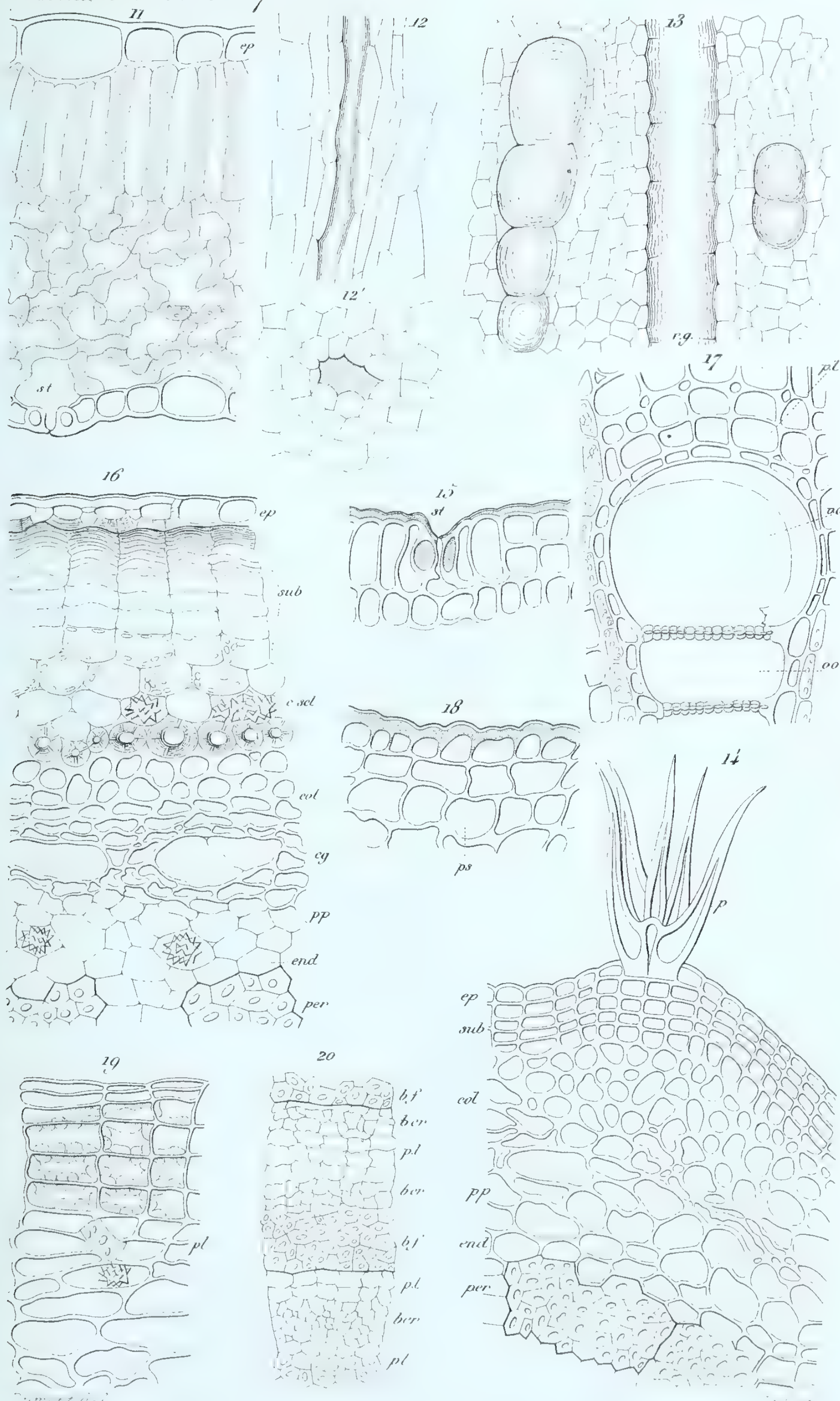


M. L. du S. del. Dufour sc.

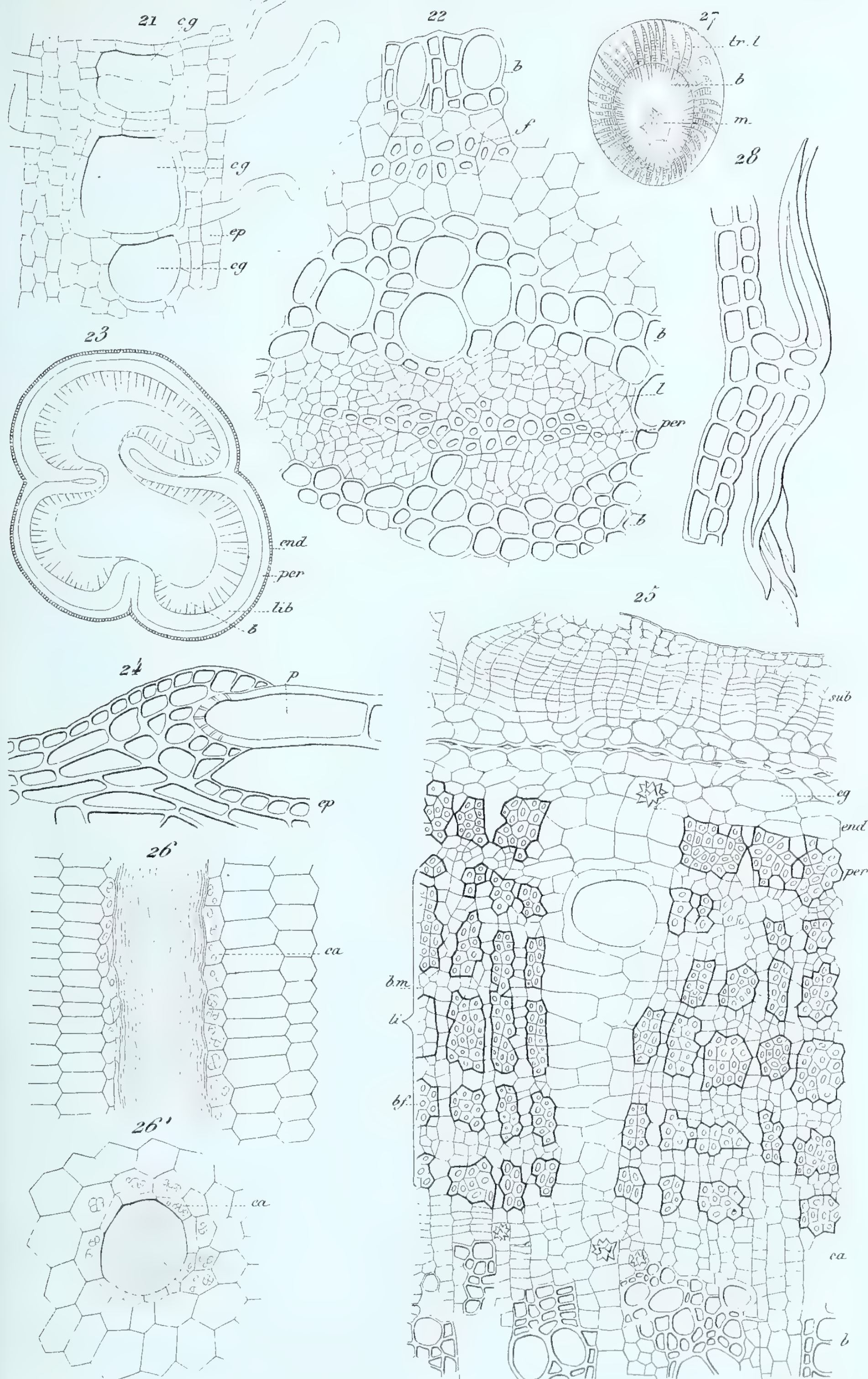
Thesium humifusum (15-23).



(1-4.) Malva _ (5-7.) Althaea _ (8-10.) Anoda.

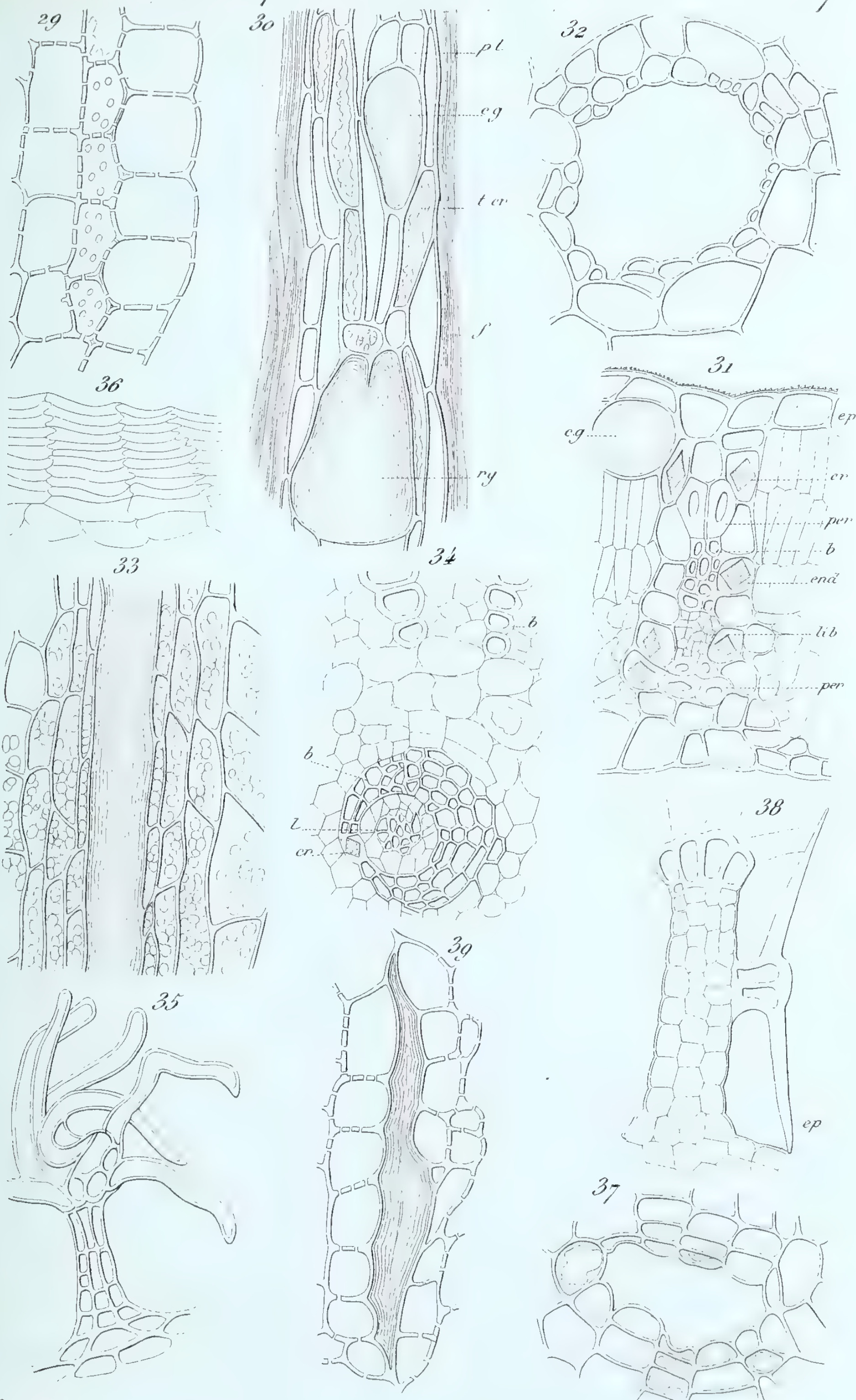


(11) Pălava _ (12) Kitaibelia _ (13-14) Hibiscus _ (15) Pavonia _ (16) Adansonia _ (17) Eriodendron _ (18) Ochroma _ (19) Quararibea _ (20) Pityranthes _



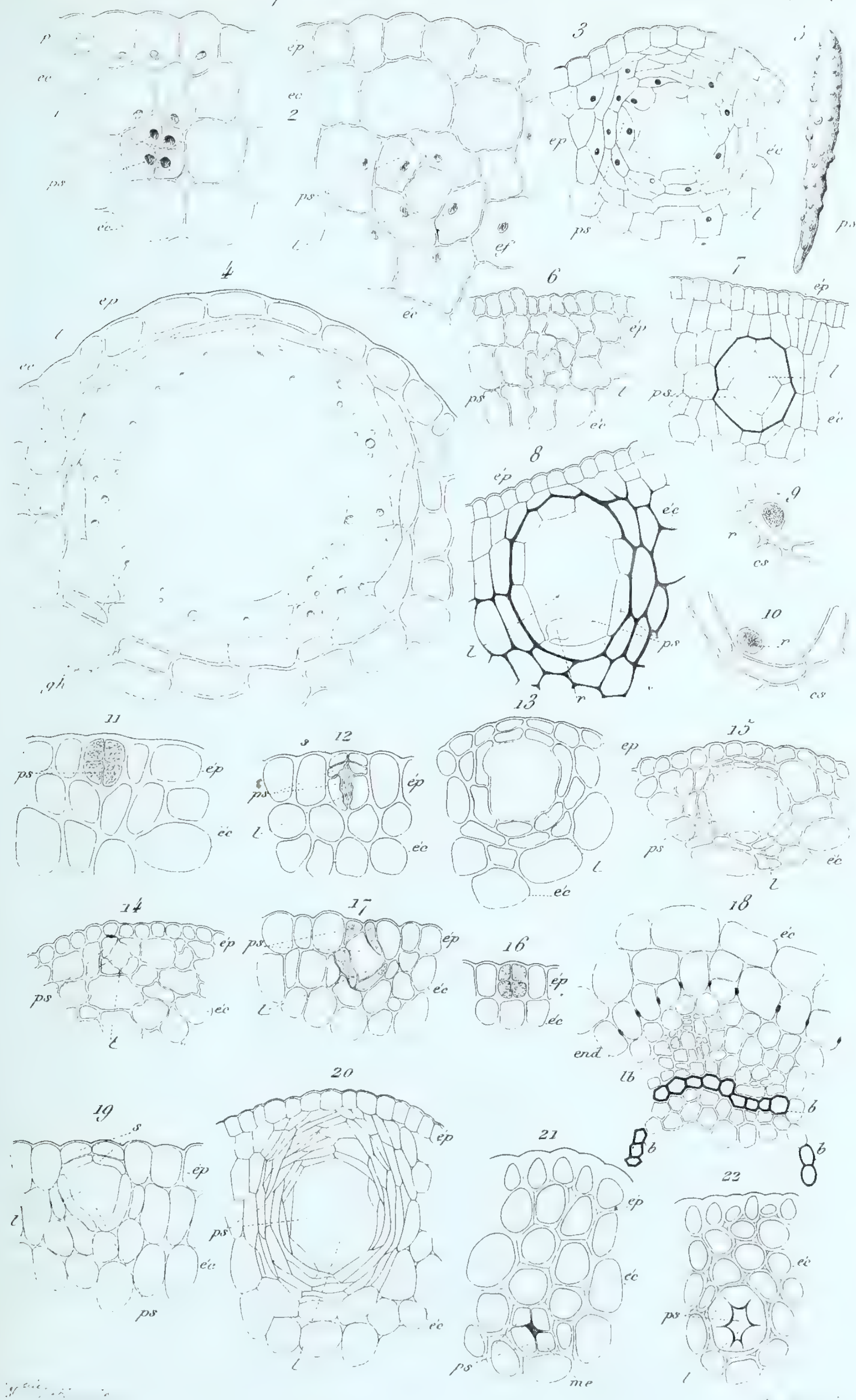
Dumont del.

(21-23) Tilia – (22.) Christiana – (24.) Triumfetta –
(25-26) Sparmannia – (27-28) Heritiera –

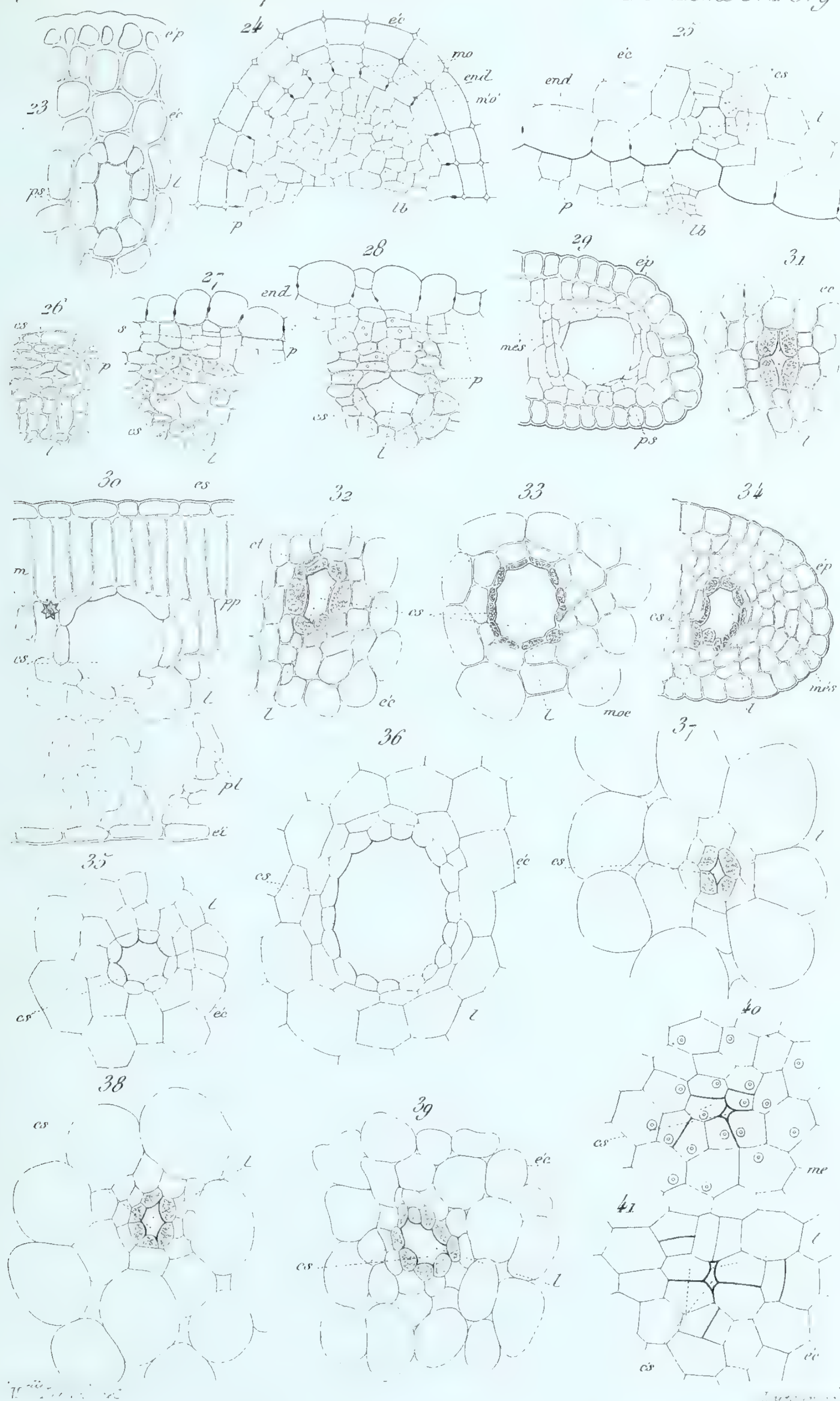


Dumont del.

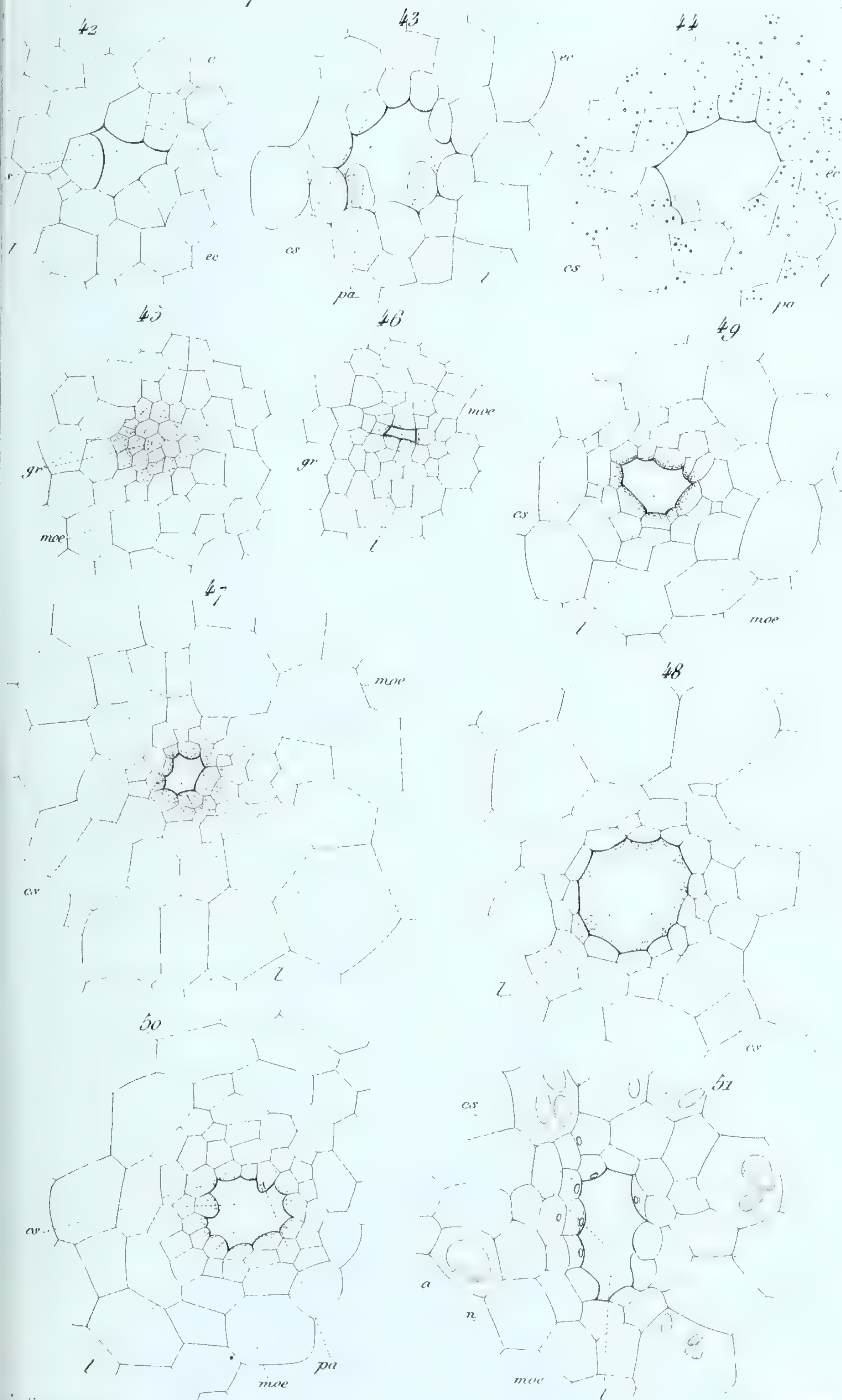
(29) Aristotelia – (30) Heritiera – (31) Cheirolaena – (32) Dombeya – (33-35) Pterospermum – (34) Leptonychia – (36 37) Seringia – (38-39) Ayenia –



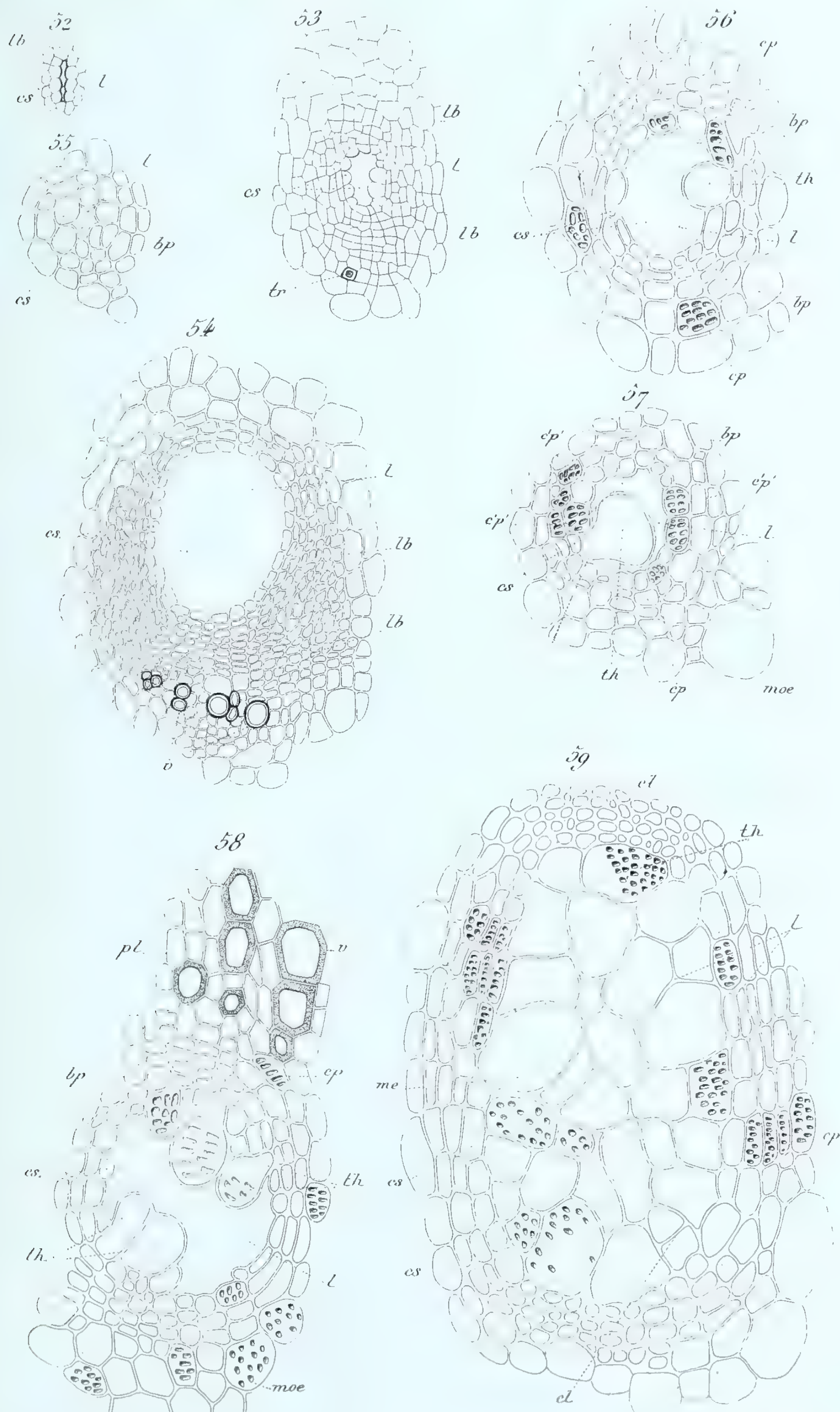
Canaux sécréteurs et poches sécrétrices.



Canaux sécréteurs et poches sécrétrices.



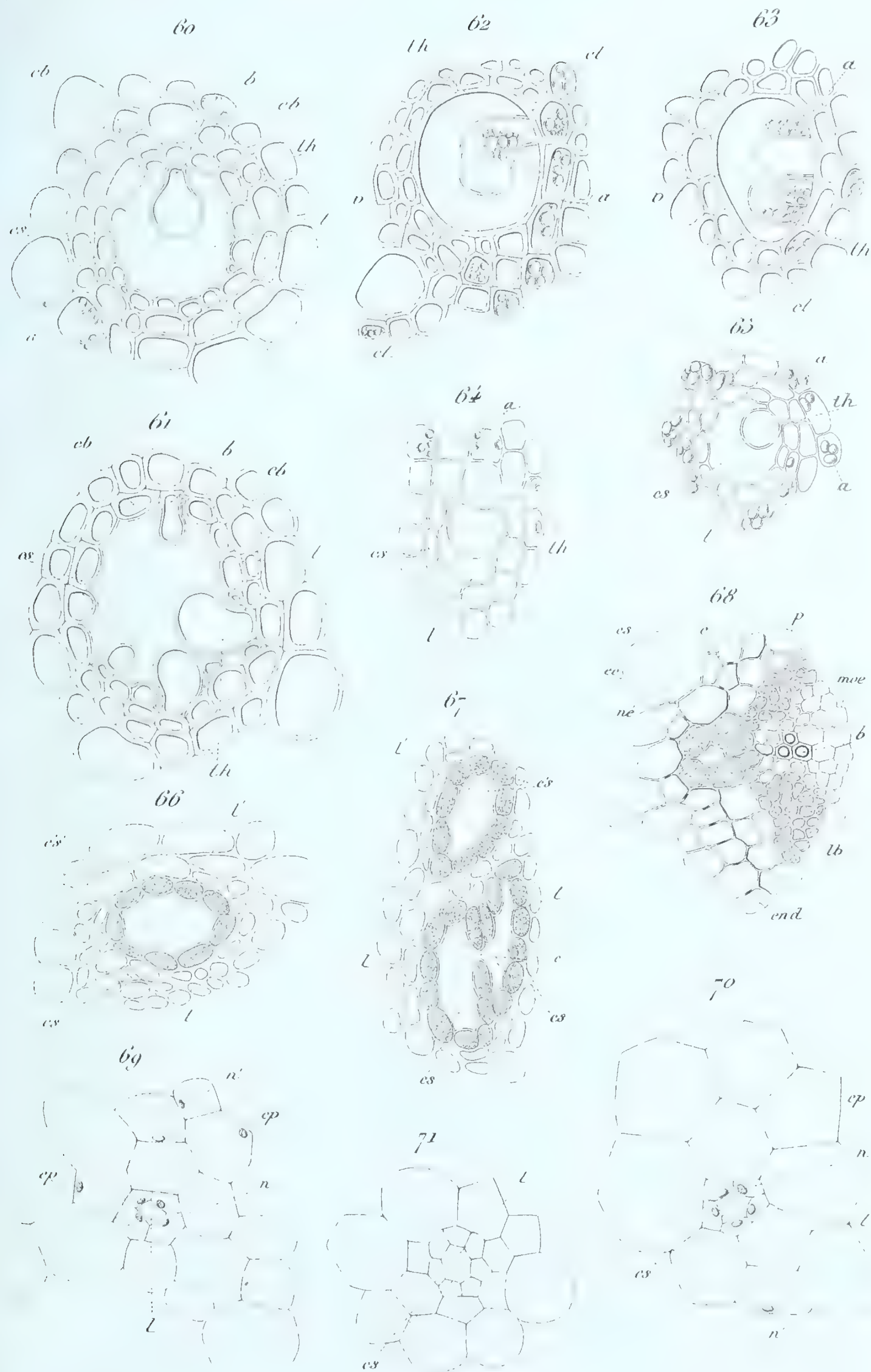
Canaux sécréteurs et poches sécrétrices.



Mlle Leblois del.

Dufr...

Canaux sécréteurs et poches sécrétrices.



Dufour sc.

Canaux sécréteurs et poches sécrétrices.





Sac embryonnaire des Rosacées



